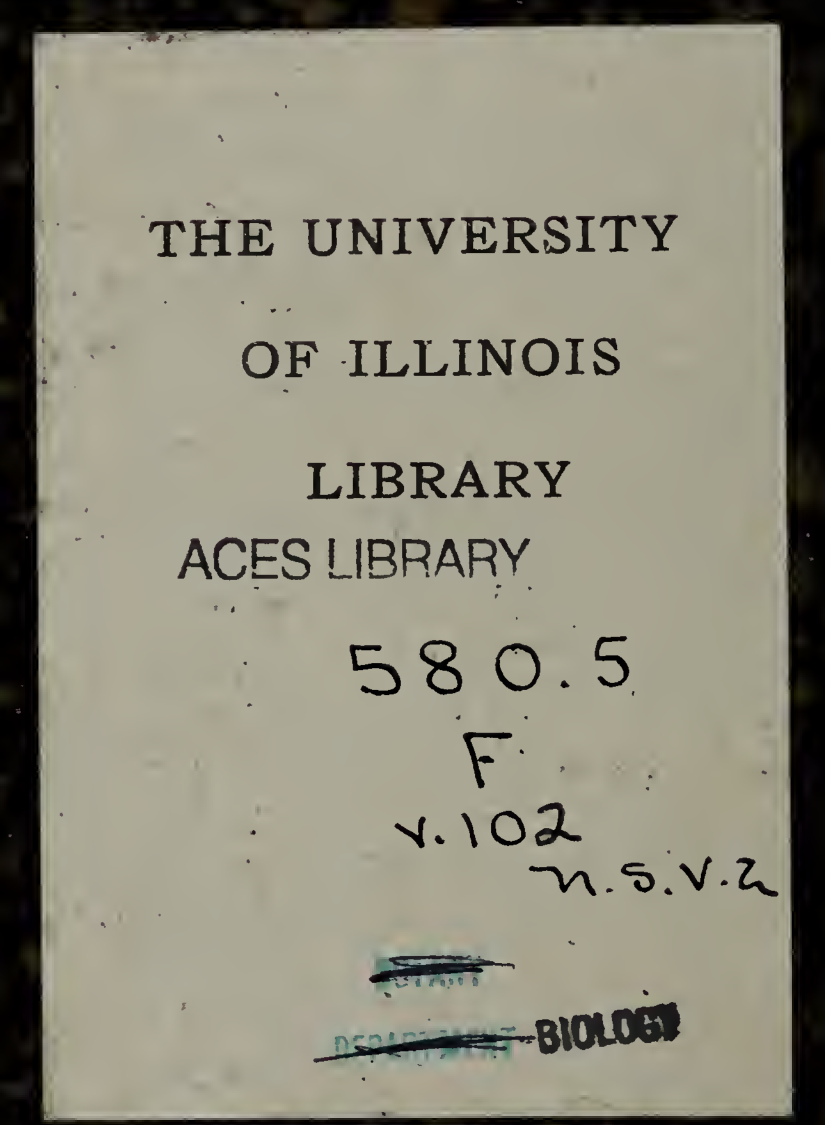






FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

NEUE FOLGE. ZWEITER BAND.

(DER GANZEN REIHE 102. BAND.)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 15 TAFELN UND 150 ABBILDUNGEN IM TEXT.



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1911.

Inhaltsverzeichnis.

Heft I, pag. 1—116 erschien am 20. Januar 1911
„ II, „ 117—208 „ „ 18. Februar 1911
„ III, „ 209—334 „ „ 1. März 1911
„ IV, „ 335—414 „ „ 7. April 1911.

Kernteilungsbilder bei der Erbse.

Von **Eduard Strasburger.**

(Mit Tafel I.)

Ein Beweggrund, den ich weiter angeben werde, veranlaßt mich, einige Bilder hier zusammenzustellen, die sich auf die Reduktionsteilung der Erbse (Pisum sativum) beziehen. Das Untersuchungsmaterial wurde einer weißblühenden Rasse entnommen, mit Chromosmiumessigsäure fixiert, in Schnittserien zerlegt und letztere mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Von der Wiedergabe der Synapsis sehe ich für den vorliegenden Zweck ab. Sie bot das gewohnte Ausssehen und war nicht minder häufig in diesen Erbsenpräparaten, als in jenen einer beliebigen anderen Pflanze, deren Reduktionsteilungen man untersucht, anzutreffen. Wie man auch über die Ursachen ihres Auftretens urteilen mag, ihr Bild gehört zu den Kennzeichen der Reduktionsteilung im ganzen Pflanzenreich und pflegt den Beobachter. der nach Reduktionsteilungen sucht, meist am schnellsten auf ihre Spur zu bringen. Ich hatte es im vorliegendem Falle bei der Durchmusterung meiner Erbsenpräparate auf die Reduktionsspindel, als den ersten Zustand, den ich in der Zeichnung festhalten wollte, abgesehen. Die Gemini sind an dieser Spindel meist in halber Länge befestigt. Durch die Zugfasern werden die Chromosomen jedes Paares so auseinandergezogen, daß kreuzförmige Figuren entstehen. Jedes der beiden Chromosomen hat dann die Gestalt eines **V**, dessen beide Schenkel aneinandergedrückt und an den Enden umgekrümmt sind. Nur an diesen Enden hängen sie zusammen. Das ist eine sehr häufige Form der Gemini bei den Angiospermen. Die Fig. 3 Taf. I zeigt alle die an ihr sichtbaren Gemini so ausgestaltet. Doch es kann auch ein Geminus näher dem einen Ende von den Zugfasern erfaßt worden sein, und dann nur einen einzigen Seitenarm besitzen, seine beiden Chromosomen im übrigen gerade polwärts richten, bzw. an den polaren Enden mehr oder weniger hakenförmig umgekrümmt zeigen. Oder die beiden Seitenarme des Kreuzes haben sich, statt tangential zu verlaufen, von der Spindel hinweg radial nach außen gewandt und bis zur Berührung einander genähert, so daß sie schließlich nur noch eine mittlere knopfförmige Anschwellung am Geminus bilden (Fig. 1 u. 2). Die Längshälften, in welche jedes Chromosom während der Prophasen gespalten worden war, decken sich bei einer Frontansicht der Gemini.

Auch an seitlich orientierten Gemini vermag man sie in diesem Stadium nicht zu unterscheiden. Sie sind es auch nicht, die bei der hier gegebenen Befestigungsart der Gemini, während des Auseinanderweichens der Chromosomen (Fig. 5, 6) in die Erscheinung treten, vielmehr die beiden Schenkel des Chromosoms, die auch jetzt einander meist dicht anliegen (Fig. 6) und gleiche oder ungleiche Länge besitzen, entsprechend dem Umstand, ob das Chromosom in seiner Mitte, oder näher einem seiner Enden von den Zugfasern erfaßt worden war. Deutlich treten die beiden Längshälften jedes Chromosoms erst in späten Anaphasen, wenn solche in Polansicht vorliegen, hervor, entsprechend dem was man an anderen ähnlichen Objekten früher schon festgestellt hat (Fig. 7, 8). Wie die Kernplatte einer Reduktionsspindel der Erbse in Polansicht aussieht, soll uns nachträglich noch die Fig. 4 lehren, mit ihren massigen Gemini, deren Zahl zuerst von William Austin Cannon richtig auf 7 angegeben worden ist[1]). — Von den Anaphasen der Reduktionsteilung soll der folgende Schritt uns gleich zu den Kernplatten des zweiten Teilungsschrittes der Pollenmutterzelle, der homotypischen Teilung führen. Da der erste Teilungsschritt, nach dikotyledoner Art, nicht von einer Zellteilung begleitet war, so liegen die beiden homöotypischen Teilungsfiguren in demselben Zellraum. Meist sind sie parallel orientiert, können aber gekreuzt sein. Ich habe letzteren Fall zur Darstellung in Fig. 9 gewählt, um eine Kernplatte in Polansicht vorführen zu können. In gewohnter Weise liegen die paarweise vereinten Schwesterchromosomen, welche die Prophase der Reduktionsteilung für die Tochterkerne schon vorbereitet hatte, mit ihren Enden befestigt an den Spindelfasern. Es sind kurze Stäbchen, die entweder einander der ganzen Länge nach anliegen, oder an dem von der Spindel abgekehrten Enden mehr oder weniger weit auseinander spreizen. Die Abzählung der Kernplattenelemente in der Polansicht ergibt wieder die Zahl 7, sofern man berücksichtigt daß das Spreizen der Schwesterchromosomen eines Paars, für dieses eine Doppelzahl vortäuschen kann. — Die Wanderung der Tochterchromosomen nach den Polen führt die Fig. 10 vor. Sie stellen einfache gerade Stäbchen dar, die sich weiterhin an ihrem Polende hakenförmig umzukrümmen pflegen. Die Polansichten der Anaphase (Fig. 11) zeigen 7 einfache Elemente von der Größe jener, welche in den Paaren während der Anaphasen der Reduktionsteilung vertreten waren.

---

1) The Spermatogenesis of Hybrid Peas. Bull. of the Torrey Bot. Club 1903, Vol. XXX, pag. 519.

Hiermit sind, und das war der Zweck dieser Untersuchung, Bilder gewonnen, die uns für die Erbse das Aussehen der beiden Teilungsschritte zeigen, die miteinander im Vorgang der heterotyphischen Reduktionsteilung verknüpft sind. Mit ihnen sollen die Teilungsbilder verglichen werden, die uns in chloralisierten Erbsenwurzeln entgegentreten.

B. Němec sucht in einem neuerdings erschienenen Buch[1]), seine frühere Angabe[2]), daß Synkarionten, die in chloralisierten Wurzeln, der Erbsen sowie anderer Pflanzen, aus Kernverschmelzungen hervorgehen, die übernormale Zahl ihrer Chromosomen durch Reduktionsteilung auf die normale wieder zurückzuführen vermögen, durch weitere Beobachtungen zu erhärten. In seiner ersten Abhandlung über diesen Gegenstand stützte er sich vornehmlich auf Wahrscheinlichkeiten. Denn es heißt dort an der ersten Stelle, wo die Reduktionsteilung in Vergleich gezogen wird[3]): „Ich habe in einer ziemlich großen Zelle, in welcher wir entweder zwei Teilungsfiguren oder eine mit doppelter Chromosomenzahl erwarten durften, eine einzige, normale Teilungsfigur mit der typischen Chromosomenzahl beobachtet. Es ist zwar schwierig, auf einen Fall eine kategorische Behauptung aufzustellen, aber mir scheint es möglich zu sein, daß in dieser Zelle eine Reduktion der Chromosomenzahl vor sich gegangen ist“. An der zweiten Stelle schreibt B. Němec[4]): „42 Stunden nach dem Auswaschen gibt es in den Wurzelspitzen keine zweikernige Zelle mehr. Die langen Zellen sind in großer Anzahl vorhanden, in ihnen gibt es meist Figuren mit einer doppelten Chromosomenzahl. Auffallend waren jedoch einige lange Zellen, die eine Figur mit 14 Chromosomen besaßen, diese Chromosomen waren meist dick, etwas länger als sonst; es schien mir in einigen Fällen, daß jede Chromatinschleife eigentlich aus vier Chromosomen, während des Äquatorialstadiums bestehe. Doch war es mir nicht möglich, ganz deutliche und überzeugende Figuren aufzufinden. Soviel war jedoch sicher, daß derartige Figuren etwa 14 Chromosomen besaßen, wogegen lange Zellen sonst regelmäßig deren 28 zeigten. Auch hier scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden hat“. — Als Beleg für die erste der eben zitierten Angaben zieht B. Němec seine Textfigur 125 (a.

1) Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, 1910.

2) Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 645.

3) a. a. O. pag. 688.

4) a. a. O. pag. 698.

a. O. S. 688) heran. — In einem Aufsatze[1], in welchem ich das Eingreifen der heterotypischen Reduktionsteilungen in die Karyokinese chloralisierter Erbsenwurzeln, zwecks autoregulativer Herabsetzung der Chromosomenzahl von Synkarionten, in Abrede stellte, reproduzierte ich diese Němec'sche Figur[2]. Ob aus ihr auf eine heterotypische Reduktionsteilung sich schließen lasse, sollte jeder unmittelbar beurteilen können. Mein Urteil war das nicht. B. Němec weist nun in seiner neuen Arbeit[3]) darauf hin, daß die beiden anderen Figuren, auf welche er sich an der zweiten Stelle, die ich vorhin angeführt habe, bezieht, wichtiger wären, „da sie die Chromosomen weit besser zu erkennen geben". Die Němec'schen Textfiguren 156 und 157 (a. a. O. S. 698), um die es sich handelt, sind nun ganz bestimmt ebensowenig heterotypische Reduktionsteilungen, wie das von mir reproduzierte Bild. Ich wählte sie zur Wiedergabe nicht aus, weil B. Němec selbst, dort wo er diese Figuren anführte, hinzufügt: „Doch war es mir nicht möglich, ganz deutliche und überzeugende Figuren aufzufinden". B. Němec hatte für diese seine erste Untersuchung die chloralisierten Wurzeln in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert, in toto mit Parakarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und geschnitten. Bilder, die tieferen Einblick in die Kernteilungsvorgänge gestatten, sind auf diesem Wege nicht zu gewinnen.

Doch dem hilft nun die erneuerte Untersuchung chloralisierter Wurzelspitzen in B. Němec's umfangreichen Buche nach. Er fixiert sie mit Flemming'scher Lösung und färbt die Mikrotomschnitte mit Safranin-Gentiana-Orange. Die gewonnenen Bilder bestärken ihn in seiner früheren Überzeugung, während ich nach wiederholter Untersuchung meiner Präparate, ebenso bestimmt bei meiner Ansicht bleibe und in dieser auch nicht durch das eingehende Studium des Němec'schen Buches erschüttert werde.

Ich erkenne dabei durchaus an, daß das neue Němec'sche Buch wieder manchen wertvollen Beitrag für das Gebiet, das ich hier behandle, wie sonst auch in verschiedenen anderen Richtungen uns bringt, und betone ausdrücklich, daß es sich in diesem meinem Aufsatze nur um eine objektive Gegenüberstellung dessen was ich für richtig halte, dem was er vertritt, handeln soll. Die Vorgänge auf die es ankommt, verlangen aber durchaus eine Klarlegung, da sie B. Němec in Be-

1) Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIX, pag. 482.

2) a. a. O. pag. 485.

3) Das Problem der Befruchtungsvorgänge, pag. 12.

ziehung zu den Befruchtungsproblemen bringt und meint, daß sie auch die Phylogenie des Generationswechels beleuchten könnten.

B. Němec hat diesmal seine Chloralisierungsversuche wesentlich ausgedehnt. Er führte sie nicht nur an verschiedenen neuen Pflanzen aus, sondern wiederholte auch die Chloralisierung zwei und mehrmals an derselben Wurzel. Ich folgte darin nicht seinem Beispiel, da das Problem, um das es sich für mich handelt, an der einmal chloralisierten Erbsenwurzel voll zum Austrag kommt. B. Němec hatte seinerzeit schon gefunden, und ich konnte das bestätigen, daß die syndiploiden Kerne nach der Chloralisierung aus der Wurzelspitze, die weiter wächst, allmählich verschwinden. B. Němec, so wie ich, führten diesen Schwund vornehmlich darauf zurück, daß die syndiploiden Zellen aus der meristematischen Zone in die Streckungs- und Dauerzone übergehen. Daneben setzte aber B. Němec noch die heterotypische Reduktionsteilung, als einen autoregulativen Vorgang, der aus didiploiden, diploide Kerne schaffen und so die Synkarionten beseitigen sollte, in Tätigkeit. Ich schilderte meinerseits auch einige Vorgänge, durch welche syndiploide Zellen stellenweise ausgeschaltet werden; eine autoregulative Korrektur durch heterotypische Reduktionsteilung gab ich aber nicht zu. Da meine Beobachtungen auch diesmal auf die einmal chloralisierten Erbsenwurzeln eingeschränkt bleiben, so betone ich nochmals, daß das Problem auf dessen Lösung es ankommt, voll bei den genannten Wurzeln vorliegt; daß meine Untersuchung dieser Wurzel sich über rund 70 Präparate erstreckt; daß jedes Präparat unter einem Deckglas von 45 zu 25 mm Größe, die Serienschnitte von einer Wurzel oder von zwei Wurzeln einschließt, im ersten Falle meist 14, im zweiten 28 Schnitte; daß die Zahl der Kernteilungen, die mir in diesen Schnitten zu Gesicht kamen, nach vielen Tausenden zählt, es somit ausgeschlossen erscheint, daß gewisse Teilungszustände in den Präparaten hätten fehlen können; daß auch Präparate mit Serien von Querschnitten vorlagen, etwa 100 Querschnitte in einem Präparat, daß endlich, wie ich es seinerzeit schon angab[1]), die Fixierung der Wurzelspitzen 3, 5 $^1/_2$, 17, 20, 27 und 42 Stunden nach ihrer Chloralisierung erfolgt war, mit Bevorzugung der 27. Stunde, in welcher die Abnahme der syndiploiden Kerne in den Bildern am meisten auffällt.

Wie die Figuren aussehen, welche die Wurzeln anderer Pflanzen nach der Chloralisierung zeigen, bzw. wie sie sich in Wurzeln der Erbse und anderer Planzen nach wiederholter Chloralisierung darstellen,

---

1) a. a. O. pag. 486.

lehren uns die zahlreichen Abbildungen des neuen Němec'schen Buches. An diese Bilder werden wir uns des weiteren halten und mit der Frage an sie herantreten, ob sie, oder wie weit sie, für die Němec'sche Auffassung entscheidend sind. Zu bemerken wäre hier gleich, daß sich auch für B. Němec aus der Heranziehung neuer Pflanzen für seine Versuche, andere Teilungsbilder als jene die ihm die chloralisierten Erbsenwurzeln darboten, nicht ergaben. Die wiederholte Chloralisierung derselben Wurzel in Zeitabschnitten brachte auch nicht prinzipiell Neues, wenn sie auch, und zwar besonders bei der Erbse, die Bildung von tetradiploiden und sogar oktodiploiden Synkarionten förderte.

Während in der ersten Abhandlung von B. Němec nur die heterotypische Reduktionsteilung als Mittel zur Herabsetzung der zu hohen Chromosomenzahl Anwendung findet, werden in dem neuen Buche zwei Arten von Reduktionsteilung unterschieden, die, zu diesem Ziele führen: die indirekte, die der heterotypischen entspricht, die bei welcher „die Chromosomen als Tetraden und später während der Metakinesis als Doppelstäbchen erscheinen, und die direkte, wo in einer syndiploiden Zelle im Kern direkt die reduzierte Chromosomenzahl erscheint". „Auf Grund einiger Übergangsfiguren" knüpfte B. Němec hieran die Folgerung, „daß die direkte Reduktion nur durch eine Verschmelzung von Chromosomen zustande kommt und daß sie nicht prinzipiell von der indirekten verschieden ist" [1]).

Sehen wir uns zunächst das Beweismaterial für indirekte Reduktionsteilung in den chloralisierten Wurzelspitzen an. Weder Synapsis, noch sonst eine von den charakteristischen Prophasen einer heterotypischen Reduktionsteilung hat B. Němec in einer syndiploiden Wurzelzelle jemals gesehen. Das gibt er an verschiedenen Stellen seines Buches selber zu. Doch das Aussehen der Kernplatte mancher syndiploiden Kerne zeuge für Reduktionsteilung, da sie die Chromosomen in Tetraden führt. Ich selbst soll eine solche Teilungsfigur gezeichnet haben, ohne ihre Bedeutung zu erkennen. Es sei dies die Fig. 1, Taf. V in meinem früheren Aufsatz. Mit ihr wollen wir uns daher zuerst beschäftigen. Ich lasse diese Figur hier als Fig. 12, Taf. I nochmals ganz unverändert reproduzieren, was nicht schaden kann, da ihre Wiedergabe auf der früheren Tafel hätte treuer ausfallen müssen. Man wolle vor allem diese Teilungsfigur mit wirklichen Reduktionsteilungsspindeln der Erbse vergleichen, wie sie in unseren Figuren 1—3 vorgeführt

1) Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw., pag. 7.

werden. Irgend welche Ähnlichkeit dürfte man schwerlich herausfinden. Doch ich soll selbst „betont" haben, daß diese Kernplatte (Fig. 12 des jetzigen Aufsatzes) „immerhin den Gedanken erwecken könnte, daß ihr Bau zu einer Art Reduktionsteilung sich verwenden ließe [1])." Das was ich damals geäußert habe, lautet [2]): „Die eben beschriebene Kernplatte sieht keinesfalls wie eine heterotypische Reduktionsplatte aus, doch könnte meine Schilderung den Gedanken erwecken, daß der Bau zu einer Art Reduktionsteilung sich verwenden ließe. Die paarweise Gruppierung der Chromosomen ist bisher in typischen Kernplatten nicht aufgefallen, sie könnte somit eine besondere Einrichtung hier vorstellen, durch die erreicht wird, daß, wie bei der heterotypischen Reduktionsteilung, ganze Chromosomen sich voneinander trennen und ihre beiden Längshälften demselben Pol zuführen. Das ist nun nicht der Fall, vielmehr wandern die Längshälften jedes Chromosoms nach entgegengesetzten Polen. Die paarweise Zusammenfügung der Chromosomen ist in dieser Kernplatte durchaus verschieden von jener in heterotypischen Reduktionsplatten . . . . Sind für typische Kernplatten paarweise Lagerungen der Chromosomen bisher nicht angegeben worden, so liegt der Grund nur darin, daß man sie nicht beachtet hat."

In eben jenem meinem Aufsatz, der die in Betracht kommende Figur brachte, habe ich dann eingehend die Anordnung der homologen Chromosomen zu Paaren in den Kernplatten der typischen Teilungsbilder der Erbse geschildert [3]). Ich konnte damit an ältere Angaben solcher Art, die ich für andere Pflanzen bereits gemacht hatte, anknüpfen, und die Zahl entsprechender Beobachtungen hat sich seitdem gemehrt. Im allgemeinen liegen nun, in den Kernplatten einer Erbsenwurzel, die paarigen Chromosomen in annähernd gleicher Ebene und frägt es sich daher, warum dies in dieser didiploiden Kernplatte (Fig. 12) nicht der Fall ist. Die Antwort darauf lautet, daß die durch Kernverschmelzungen in chloralisierten Wurzelspitzen veranlaßte Vermehrung der Chromosomen, ihre Anordnung zu zwei Stockwerken oft begünstigen wird. Das wird stets dann erfolgen, wenn die Kernplatte nicht eine zu der Chromosomenzahl entsprechende Ausdehnung erfuhr. Um aber in gegenseitiger Nähe zu bleiben, werden sich dann diese homologen Chromosomen in der Längsrichtung der Kernspindel verschieben

---

1) B. Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw., pag. 12.

2) a. a. O. pag. 488.

3) a. a. O. pag. 491.

müssen und in deren Seitenansicht sich als übereinander liegend darstellen. Allein auch in allen diesen Fällen wird man finden, daß die homologen Chromosomen nicht in der Weise zueinander halten, wie es in einer heterotypischen Kernplatte der Fall ist, daß es nicht zu ihrer vollen Berührung in der Äquatorialebene, geschweige denn zu ihrer intimen Zusammenfügung kommt. Eine solche war in dem Maße nicht einmal zwischen den beiden längsgespaltenen Chromosomen, am linken Rande der in meiner Fig. 12 dargestellten Kernplatte erfolgt, wo ich in Wirklichkeit, um das untere Chromosom zeichnen zu können, das Objektiv tiefer einstellen mußte [1]). Eine solche intime Vereinigung der homologen Chromosomen wie sie in den Reduktionskernplatten der Erbse vorliegt und durch unsere Figuren 1—3 illustriert wird, ist mir in den syndiploiden Kernplatten der chloralisierten Erbsenwurzeln nie vorgekommen. Zudem liegen in solchen syndiploiden Kernplatten, ebenso wie in den einfachen diploiden, die Längshälften jedes Chromosoms nach verschiedenen Polen orientiert, während sie in Reduktionskernplatten nach derselben Polseite schauen. Weiter kann man feststellen, daß die Längshälften jedes Chromosoms, auch in den syndiploid gewordenen somatischen Kernplatten, an den Zugfasern entgegengesetzter Pole befestigt sind, während für beide Längshälften in der Reduktionskernplatte die Befestigung an derselben Polseite liegt. Daher auch die beiden Längshälften jedes Chromosoms aus der Reduktionskernplatte nach demselben Tochterkern, aus der syndiploiden Kernplatte, wie sie in Fig. 12 dargestellt ist, nach zwei Tochterkernen gelangen. B. Němec kann aber, wie er schreibt [2]), „nicht begreifen“, wie die Verteilung der Längshälften jedes Chromosoms aus einer solchen syndiploiden Kernplatte wie sie in meiner Figur 12 vorliegt, auf entgegengesetzte Pole, möglich wäre, denn die inneren Längshälften müßten bei der Bewegung zu den Polen aneinander stoßen“. Nun, sie tun es, trotzdem ihre Mutterchromosomen sich in der Kernplatte mehr oder weniger decken, nicht, weil jede Längshälfte von entgegengesetzer Seite befestigt ist; sie gleiten vielmehr aneinander vorbei, um an den richtigen Pol zu gelangen. Wie dann die Bilder beginnenden Auseinanderweichens sich darstellen, läßt sich bereits zahlreichen Abbildungen aus früherer Zeit, die chromosomenreiche Kernplatten, deren Chromosomen dicht gedrängt sind und nach verschiedenen Polen ihre Enden richten, in ähnlichem

1) Heißt es doch auch in meiner damaligen Beschreibung, a. a. O. pag. 448: „Das erste Chromosom links deckt mit seiner (in dem Bilde) unteren Längshälfte die obere Hälfte des tiefer gelegenen“.

2) Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw., pag. 14.

Stadium entnehmen. Ich verweise hierfür auf einige dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks entstammende Bilder[1]), die ich schon im Jahre 1884 gezeichnet habe. Die Sonderung der von entgegengesetzten Seiten kommenden, die äquatoriale Ebene passierenden Längshälften der Chromosomen erinnert sehr an das, was ich für syndiploide Kerne der Erbsenwurzel in meinen Figuren 14 und 15 zur Darstellung bringe. Die Bilder zeigen klar, daß auch in diesen syndiploiden Kernen die Längshälften der Chromosomen sich voneinander trennen, um nach entgegengesetzten Polen zu gelangen, daß sie somit nicht, wie es B. Němec glaubt, demselben Pol zufallen. Ich kann hier auf das bestimmteste versichern, daß das nicht der Fall ist. In all den überaus zahlreichen Teilungsbildern syndiploider Kernplatten der Erbsenwurzeln die ich studiert habe, ist mir der von B. Němec angenommene Vorgang auch nicht ein einziges Mal begegnet. Er konnte es somit nicht sein, der es veranlaßte, daß auch in meinen Erbsenwurzeln, die Zahl der syndiploiden Kerne entsprechend der Zeit abnahm, die zwischen der Chloralisierung und der Fixierung der Wurzelspitzen verstrichen war.

An sich würde übrigens der von B. Němec postulierte Vorgang eine Verringerung der Chromosomenzahl in den Teilungsprodukten noch nicht zur Folge haben. Denn ob alle Chromosomen die eine ihrer Längshälften oder ob die Hälfte der Chromosomen ihre beiden Längshälften an die Tochterkerne abgeben, ändert nichts an der Zahl der Chromosomen, welche sich dann in diesen Tochterkernen befindet. Bei der heterotypischen Reduktionsteilung wird die Zahl der Chromosomen bei der Teilung der Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt. Doch dazu ist die homöotypische Teilung nötig, die auch ihrerseits wieder ganz charakteristische Teilungsbilder liefert und darauf beruht, daß die von dem ersten Teilungsschritt übernommenen längsgespaltenen Chromosomen zur Trennung ihrer Längshälften und deren Verteilung auf die Enkelkerne schreiten. Diese zweite heterotypische Teilung ist bekanntlich mit der ersten eng verknüpft und pflegt ihr unmittelbar zu folgen. Wie sie bei der Erbse aussieht, haben uns die Figuren 9 und 10 gezeigt. Nach solchen Zusammenhängen und Bildern wird man in den chloralisierten Erbsenwurzeln vergeblich suchen.

Kernplattenbilder, wie sie meine früher mit 1, hier mit 12 bezeichnete Figur vorführt, sind zwar vorwiegend an syndiploiden Kernen

---

1) Fig. 7—12, Taf. XIII, in: Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, pag. 246.

zu beobachten, doch nicht ausschließlich auf sie beschränkt. Auch eine nur diploide Kernplatte kann ihre Chromosomen in doppelter Lage führen. Diploide wie syndiploide Kernplatten tun es dann, wenn die gegebene Größe der Kernplatte eine freie Nebeneinanderlagerung der Chromosomen nicht zuläßt. Die Kernplatte kann aber an ihrer weiteren Flächenausdehnung durch die geringe Breite der Zelle, oder durch eine nicht entsprechende Größenzunahme der Spindel selbst, verhindert worden sein. Eine diploide Kernplatte, die infolge geringer Zellweite dazu schritt, ihre Chromosomen in doppelter Lage anzuordnen, zeigt unsere Fig. 13. Abgesehen von der Chromosomenzahl, gleicht diese diploide Kernplatte ganz der didiploiden Fig. 12. Ein Grund für sie, sich auf Reduktionsteilung einzurichten, lag nicht vor. Sie hätte eine solche in Wirklichkeit ebensowenig ausgeführt, wie die Kernplatte der Fig. 12. Dabei zeigt aber diese nur diploide Kernplatte der Fig. 13 noch ganz besonders ausgeprägt jenes, was B. Němec als Tetraden bezeichnet. Diese Tetraden, oder richtiger diese vier zu einer Tetrade angeordneten Querschnitte der Tochterchromosomen, kommen entweder dadurch zustande, daß ein Chromosom, dessen Längshälften den Polen zugewandt sind, sich in Richtung der Äquatorialebene gefaltet hat und seine Schenkel senkrecht zur Beobachtungsebene im Bilde stehen, oder dadurch, daß zwei längsgespaltene Chromosomen aneinander liegen. In Fig. 13 ist eine Faltung der Chromosomen die Veranlassung der Tetraden, in Fig. 12 kann für die der Mitte nahe Tetrade die seitliche Annäherung zweier Chromosomen die Ursache abgegeben haben. Zu Fig. 12 sei übrigens noch bemerkt, daß in sie nur der geringste Teil der vorhandenen Chromosomen eingetragen wurde, so daß deren gedrängte Lage in der Kernplatte nicht zur Geltung kommt.

Die Fig. 14, die uns die ersten Stadien des beginnenden Auseinanderweichens der Tochterchromosomen in einer syndiploiden Kernplatte vorgeführt hat, entstammt nicht einer chloralisierten Wurzel. Sie wurde vielmehr dem Längsschnitt einer normalen Wurzel entnommen, wie ich deren mehrere zum Vergleich untersuchte. Kernverschmelzung in Zellen, die durch Kernteilung, welcher Zellteilung nicht folgte, zweikernig wurden, sind eben auch unter normalen Verhältnissen in Erbsenwurzeln keine seltene Erscheinung. Und auch die Teilungsbilder, welche die Synkarionten dann liefern, entsprechen jenen der chloralisierten Wurzeln. Damit ist die Entscheidung dahin zu fällen, daß man die Kernverschmelzungen in chloralisierten Erbsenwurzeln auch nicht als Folge der Chloralisierung, sondern der künstlich veranlaßten Mehrkernigkeit anzusehen habe. Die Zellen der meristematischen Region

in der Erbsenwurzel haben somit schon normalerweiser die Neigung, falls sie durch eine Kernteilung, der aus irgendwelchem Grunde die Zellteilung nicht folgte, mehrkernig wurden, Kernverschmelzungen vorzunehmen. B. Němec verfügte für Pisum sativum und andere chloralisierte Wurzeln, bei denen er Kernverschmelzungen beobachtete, nur über die nach der Chloralisierung gesammelten Erfahrungen, daher er sich weniger bestimmt ausdrückt[1]). Es ist ihm zwar nicht wahrscheinlich, daß es sich hier um einen pathologischen Vorgang handle, „immerhin ist es nicht sicher, ob hier nicht direkte Folgen der Chloralisierung vorliegen". Es gibt übrigens auch Wurzeln, die auf mehrkernige Zellen eingerichtet sind, bei denen demgemäß auf Kernvermehrung ohne Zellteilung eine Kernverschmelzung nicht folgt. B. Němec[2]) weist das für die Wurzelspitzen von Ricinus nach; für die Milchröhren der Euphorbien war es schon bekannt.

Ich sehe es als ein sicheres Ergebnis meiner Untersuchung an, daß die syndiploiden Kerne chloralisierter wie nichtchloralisierter Wurzelspitzen, in heterotypische Reduktionsteilungen nicht eintreten. Synapsis hat auch B. Němec bei ihnen nicht gesehen, ebensowenig wie andere charakteristische Prophasen der Reduktionsteilung. Das was B. Němec für heterotypische Reduktionskernplatten hält, lasse ich als solche nicht gelten. So weder seine Fig. 17 a, pag. 37, noch seine Fig. 18 a, pag. 38, noch die Figuren der pag. 40, noch endlich auch jene der Taf. I, wie Fig. 7, 13, 17. Es sind das vielmehr Kernplatten, die mehr oder weniger meiner Fig. 12, Taf. I ähnlich sind und ebensowenig wie diese heterotypische Reduktionsteilungskernplatten darstellen. Sie decken sich auch nicht im geringsten mit den Bildern jener heterotypischen Reduktionsteilungen, wie sie Pisum an den für diese vorgesehenen Orten aufweist. — Bleibt die direkte Behauptung von B. Němec, daß Teilungen von Synkarionten in chloralisierten Wurzeln erfolgen, die das Wandern ganzer längsgespaltener Chromosomen nach den Spindelpolen zeigen, und bleiben auch seine, post hoc aus gewissen Erscheinungen gezogenen Schlüsse, die eine vorausgegangene Reduktionsteilung verlangen sollen.

Wie ich schon hervorgehoben habe, sah ich nie in meinen Erbsenwurzeln die beiden Längshälften eines Chromosoms, so wie es B. Němec angibt, nach demselben Pol wandern, ungeachtet jene Kernplatten mit doppelter Chromosomenschicht, die er für Reduktionskernplatten hält,

---

1) Das Problem usw., pag. 120.

1) Ebenda, pag. 122 ff.

eine nicht gerade seltene Erscheinung in meinen Präparaten waren. Annähernd eben so häufig wie sie, wenn Reduktionsteilungen von ihnen ausgegangen wären, hätten reduktionelle Anaphasen in denselben Präparaten sich zeigen müssen.

Nach B. Němec sollen seine Teilungsbilder *a* (unten) und *e* Fig. 19, pag. 39 indirekte Reduktionsteilungen in einer einmal chloralisierten Erbsenwurzel vorführen. Nach meiner Kenntnis des Gegenstandes erblicke ich in Fig. 19*e* nur die Metaphase einer gewöhnlichen Kernteilung bei beginnendem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, in Fig. 19a eine Anaphase, die jedenfalls auch einer gewöhnlichen Kernteilung entstammt, deren Fixierung aber so verunglückte, daß man überhaupt keinen Schluß auf sie bauen kann.

Es wäre ein überflüssiges Beginnen, wollte ich der Reihe nach an jeder der B. Němec'schen Figuren Kritik üben und sie umzudeuten suchen. B. Němec braucht ja dann nur weiter bei seiner Deutung zu verharren, und es stünde Ansicht gegen Ansicht da. Ich kann also nur betonen, daß ich mir die größte Mühe gab, unter den Němec'schen Bildern solche aufzufinden, die keine andere Deutung als die einer heterotypisch-reduktionellen Teilung zugelassen hätten, und daß mir das nicht gelang.

So auch kann ich nicht anerkennen, daß die der dreimal chloralisierten Wurzel von Vicia faba entnommenen Teilungsbilder, die B. Němec in den Fig. 29 u. 30, pag. 61 u. 64 zur Darstellung brachte, für heterotypische Reduktionsteilung zeugen. Die Fig. 29*f* und 30*c*, auf die wohl das Hauptgewicht zu legen wäre, führen Doppelstäbchen zu beiden Seiten der Äquatorialebene vor. So sieht eine reduktionelle Anaphase nicht aus. Wären hier, so fragt es sich, diese Doppelstäbchen überhaupt nach den Teilungspolen zur Anlage von Tochterkernen gewandert? Spindelfasern zeigen genannte Teilungsbilder in den vorgeführten Figuren nicht. Kein Němec'sches Bild führt uns Doppelstäbchen in den Tochterkernanlagen vor, in jener Gruppierung, wie sie für die Telophasen charakteristisch ist, wie sie aus der heterotypischen Reduktionsteilung bei der Erbse hervorgehen, wobei nochmals daran erinnert sei, daß mit einem solchen Teilungsschritt, auch wenn er wirklich sich vollzöge, noch nicht eine Reduktion der Chromosomenzahl vollzogen wäre. Da alle Anknüpfungspunkte für das Folgen einer homöotypischen Teilung auf die angenommene reduktionelle für die Erbsenwurzel fehlen, so hätte eine Hypothese hier wieder einzusetzen, die mit Hilfe nicht beobachteter Vorgänge eine Zahlenreduktion konstruieren müßte. Auf mich machen

die hier zuletzt angeführten Figuren nur den Eindruck abnormer Gebilde, deren Auftreten in Wurzeln, die dreimal eine Chloralisierung zu überstehen hatten, vielleicht nicht so auffällig wäre. So schildert denn auch B. Němec selbst Abnormitäten in derselben dreimal chloralisierten Wurzel von Vicia faba, welche die eben besprochenen Kernbilder lieferte. Die häufigste Abnormität war, nach B. Němec, die, daß sich einzelne Schwesterchromosomen nicht vollständig voneinander trennten; als die seltenste trat ihm jene entgegen, wo an einen Pol der Teilungsfigur mehr Chromosomen gelangten als an den andern. „Es ist möglich", meint B. Němec, „daß dies mit einer abnorm ausgeführten Reduktion zusammenhängt."

Beinflussung der Kernteilungsfiguren durch chemische, physikalische und pathologische Eingriffe sind so bekannt, daß ich die Einzelangaben hier nicht erst anzuführen brauche. Nur eindeutige Bilder hätten mich zu dem prinzipiell so wichtigen Schluß bestimmen können, daß Kernverschmelzungen autoregulative heterotypische Reduktionsteilung auslösen und damit uns über den phylogenetischen Ursprung dieser Teilungsart aufklären könnten. In den durch Chloralisierung syndiploid gewordenen Zellen von Wurzelspitzen fehlen aber durchaus die hierfür entscheidenden Bilder.

Und nicht anders ist es in den Endospermanlagen solcher Phanerogamen, die mit übernormalen Kernverschmelzungen operieren und bei denen Němec weitere Stützen für seine Ansicht von dem autoregulativen Eingreifen heterotypischer Reduktionsteilungen in die Teilung von Synkarionten, zwecks Herabsetzung ihrer Chromosomenzahl, zu finden meint[2]). Daß auch in solchen Endospermanlagen noch niemand, auch B. Němec nicht, die charakteristischen Prophasen heterotypischer Reduktionsteilung gesehen hat, wäre zunächst wieder zu unterstreichen. B. Němec meint aber Meta- und Anaphasen dort beobachtet zu haben, die ähnlich wie heterotypische Teilungsbilder aussahen. Im besonderen konstruiert er einen solchen Vorgang für Ranunculus ficaria[3]), wo, „sobald sich durch die Segmentierung das Endosperm zu den Verhältnissen eines vegetativen Gewebes genähert hat, in seinen Zellen regulative Vorgänge auftreten, welche auf die Herabsetzung der Chromosomenzahl hinzielen". Einen solchen Vorgang schildert er, läßt dann aber selber die Bemerkung folgen: „Jedenfalls ... liegt hier eine Kern-

1) Das Problem usw., pag. 65.

2) Ebenda, pag. 96 ff.

3) Ebenda, pag. 118 u. 119.

teilung vor, welche von der typischen abweicht, dagegen Anklänge an die allotypische aufweist."

Allerdings ist auch mir in den protoplasmatischen Wandbelegen von angiospermen Embryosäcken, die ich untersucht habe, so neuerdings wieder bei Galtonia candicans, eine Herabsetzung der Zahl von Chromosomen, die den Tochterkernen durch bestimmte Teilungsvorgänge zugeführt werden, wiederholt entgegengetreten, doch handelte es sich dann stets um abnorme Prozesse. Bei der Endospermbildung machen sich bekanntlich karyolytische Einflüsse vielfach geltend und können zu Kernteilungsvorgängen führen, die alle Mittelformen zwischen typischer Karyokinese und Fragmentation annehmen. Ich brauche an dieser Stelle nur auf die Tafeln zu L. Buscalionis' diesbezüglichen Untersuchungen hinzuweisen, die Bilder in Fülle von solchen Kernteilungen enthalten[1]). Produkte solcher Kernteilungen haben keine Zukunft vor sich. Es ist daher auch bedeutungslos, ob der Teilungsvorgang, der sie liefert, sie mit dem vollen Chromosomensatz, also mit allen Erbeinheiten ausgestattet hat oder nicht. — Ganz ähnliche Kernteilungsfiguren kann auch das erkrankte tierische Gewebe aufweisen, wo die pathologischen Teilungsbilder auch mehrfach schon zu Vergleichen mit der heterotypischen Reduktionsteilung veranlaßt haben. Ich verweise hierfür auf die Zusammenstellung solcher Angaben, die sich in meinem Aufsatze über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage findet[2]). Von autoregulativen Vorgängen, die zur Herabsetzung der Chromosomenzahl führen sollen, kann dabei naturgemäß nicht die Rede sein. Will man aber für solche Verminderung der Chromosomenzahl durch abnorme Kernteilung einen besonderen Namen haben, so schlage ich dafür Diminutionsteilung vor. Die Bezeichnung ist ähnlich wie Reduktionsteilung gebildet, schließt andererseits Verwechslungen mit ihr aus.

Über die Gründe, die B. Němec veranlaßt haben, in den chloralisierten Wurzeln neben der „indirekten", d. h. der heterotypischen, auch noch eine „direkte" Reduktionsteilung anzunehmen, klärt er uns zum erstenmal bei Lilium candidum auf[3]). „Es handelt sich", so gibt er an, „um abnorm große Zellen, welche, mit den Nachbarzellen verglichen, syndiploide Kerne enthalten sollten." „Statt dessen enthielten sie Teilungsfiguren mit einfach diploider Chromosomenzahl". „So weit

1) Observazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Annuario del R. Inst. bot. di Roma 1898, Vol. VII.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIV, pag. 524.

3) Das Problem usw., pag. 24, 25. Entsprechend auch auf pag. 32, 39.

es mir", schreibt B. Němec weiter[1]), „die beschränkte Zahl derartiger Fälle, wo in einer abnorm großen Zelle eine diploide Figur vorkam, gestattete, konnte ich feststellen, daß sich das Spirem in typischer Weise entwickelte, also ohne Chromosomenverschmelzung und auch ohne Synapsis, indem während der Metaphase eine einfache Längsspaltung der Chromosomen vor sich ging. Wenn hier also eine Reduktion der Chromosomenzahl vor sich gegangen ist, so geschah dies direkt dadurch, daß sich im Kern die Chromosomen statt in einer doppelten, in einer einfachen Anzahl entwickelten. Daher ich diese Reduktion als eine direkte bezeichne, im Gegenteil zu der andern, wo die reduzierte Chromosomenzahl durch Kopulation von je zwei Chromosomen zustande kommt". Als ich diesen Abschnitt zum ersten Mal in dem Němec'schen Buche las, erwartete ich sicher, daß auf dessen erste Hälfte, aus der ich erfahren hatte, daß Alles typisch in solchen Kernen bis zur Metakinese verlaufen war, der Nachsatz folgen müsse, es habe sich um eine typische Kernhandlung gehandelt, daß es somit in solchen Wurzeln gelegentlich auch auffällig große Zellen mit nur diploidem Kern geben könne. Anders urteilt B. Němec, der hier eine direkte Reduktion der Chromosomenzahl postuliert. Eine direkte Reduktion dieser Zahl läge vor, wenn in den Prophasen ein Teil der Chromosomen aus dem Kerninnern ausgestoßen worden wäre, oder wenn Anzeichen für dessen Auflösung vorlägen. Darüber berichtet B. Němec aber nicht, vielmehr erfährt man weiterhin im Buche[2]), daß er aus seinen Beobachtungen „direkter Reduktion" in dreimal chloralisierten Erbsenwurzeln „schließt", „daß bei der direkten Reduktion je zwei Chromosomen an einem ihrer Enden verschmelzen, wobei zuweilen die Verschmelzung noch in einer Einschnürung angedeutet bleiben kann, in anderen Fällen vollständig ist, so daß nichts mehr auf sie hinweist". „Wenn nicht alle Chromosomen paarweise verschmelzen, bleiben neben großen, doppelwertigen, noch kleinere, einwertige bestehen. Für gewöhnlich scheint diese Verschmelzung vollständig zu sein und simultan an allen Chromosomenpaaren aufzutreten.

Nach solcher Erklärung für Pisum bekommt diese B. Němec'sche direkte Chromosomenreduktion ein ganz anderes Gesicht. Sie ist eben eine gewöhnliche somatische Kernteilung, die an ihren Enden verschmolzene Chromosomen aufweist. Mit solchen Verschmelzungen, welche die Chromosomenzahl scheinbar herabsetzen, habe ich mich

---

1) Das Problem usw., pag. 26.

2) pag. 51.

schon oft zu beschäftigen gehabt, wie die in meinen Veröffentlichungen zerstreuten Angaben lehren. Das eine wirkliche Chromosomenreduktion zu nennen, hätte ich mich aber schwerlich entschlossen. Denn die sämtlichen Chromosen sind da, wie zuvor; lagen sie in syndiploider Anzahl vor, so werden sie auch weiter durch Längsspaltung in dieser Anzahl auch die Nachkommen übertragen. Daß dieser Vorgang somit nicht prinzipiell von der indirekten, also heterotypischen Reduktion verschieden sein sollte[1]), kann ich nicht zugeben. Er ist von ihr ebenso verschieden, wie jede andere, ob haploide, ob diploide, ob syndiploide somatische Kernteilung. Auch eine autoregulative Bedeutung für die Herabsetzung der Chromosomenzahl fällt diesem Vorgang nicht zu, er leistet tatsächlich nichts in dieser Richtung. Darauf kann es doch nicht ankommen, daß nunmehr der Beobachter, infolge einer stattgefundenen Chromosomenvereinigung, eine geringere Zahl dieser Gebilde abzähle. Wie oft sind mir nicht schon diploide somatische Kernplatten begegnet, in welchen die Chromosomen mehr oder weniger sämtlich untereinander verbunden waren. Im übrigen sei noch zu den B. Němec'schen Angaben über diese „direkte Chromosomenreduktion" bemerkt, daß sie wohl für seine letzte Schilderung bei der dreimal chloralisierten Erbsenwurzel zutrifft, gemäß den Figuren[2]), auf die er sich dabei beruft, nicht aber auf jene Fälle, wo eine ganz regelmäßig ausgestaltete somatische Teilungsfigur in einer Zelle vorliegt und nur aus der Größe der Zelle, bezw. der Größe der Teilungsfigur, geschlossen wird, sie müsse aus einer „direkten Reduktion" hervorgegangen sein. Daß meine Fig. 22 *b*[3]), auf welche B. Němec in gleichem Sinne hinweist, so gedeutet werden könne, stelle ich entschieden in Abrede. Was soll auch in Wirklichkeit eine besonders groß geratene Zelle für eine Veranlassung dazu haben, ihre syndiploide Chromosomenzahl herabzusetzen. Viel eher könnte man erwarten, daß in einer Zelle, die aus irgend welchem Grunde, zu klein für ihren syndiploiden Kern geworden ist, sich solche Neigungen geltend machen könnten. Die Ursachen, die es andererseits veranlaßten, daß eine Zelle zu auffälliger Größe, trotz eines diploiden Kerns heranwuchs, und daß auch ihr Kern ungeachtet er nur diploid ist, zu bedeutender Größe und entsprechendem Chromatinreichtum gelangte, wird im Einzelfall, post hoc, meist schwer zu ermitteln sein.

---

1) Das Problem usw. Diese bereits in der Einleitung pag. 7 ausgesprochen.

2) Taf. I, Fig. 11, 12.

3) a. a. O. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, Taf. VI.

Mir ist die, aus irgendwelchem Grunde des längeren unterbliebene Teilung einer Zelle, innerhalb einer in lebhafter Zellvermehrung begriffenen Zellreihe, als häufige Ursache ihrer eigenen, sowie auch der Vergrößerung ihres Kerns entgegengetreten, dessen Chromatinreichtum zugleich eine entsprechende Steigerung erfuhr. Sehr auffällige Schwankungen in der Zell- und Kerngröße, sowie in dem Chromatingehalt der Kerne traten mir neuerdings in den Wurzeln von Melandryum rubrum während einer Untersuchung, die an sich andere Ziele verfolgte, entgegen. Die Erscheinung frappierte mich dort dermaßen, daß ich sie nicht unberücksichtigt lassen konnte, wie dies in meinem diesbezüglichen, im Erscheinen begriffenen Aufsatze nachzulesen sein wird[1]). Es handelte sich aber in jenem Falle um Wurzeln, die nicht chloralisiert waren, auch nicht syndiploide Kerne besaßen, dessenungeachtet dasselbe Problem ungleicher Zell- und Kerngröße an den Beobachter stellten. In chloralisierten Wurzelspitzen kommen aber zu den auch in normalen Wurzeln möglichen Abweichungen im Größenverhältnis einzelner Zellen noch etwaige durch die Chloralisierung veranlaßte Störungen hinzu. Auch in dem B. Němec'schen Buche findet sich in Bezug auf Erbsenwurzeln die Stelle[2]): „Die Größe der Zellen und Kerne variiert so sehr je nach der Gewebeart, Entfernung vom Vegetationspunkt und dem Entwicklungsstadium, daß man immer nur auf den Vergleich mit den Nachbarzellen angewiesen ist, und auch dann kann man zuweilen unschlüssig werden, wenn es sich fragt, was für eine Zelle vorliegt."

In meinem früheren Aufsatze über die chloralisierten Erbsenwurzeln[3]) schloß ich mich B. Němec in dem Ergebnis an, daß die syndiploiden Zellen allmählich aus den Spitzen der chloralisierten Wurzeln verschwinden, und zwar der Hauptsache nach dadurch, daß sie in die Streckungs- und Dauerzone gelangen. Daß heterotypische Reduktionsteilungen in den Vorgang eingreifen und autoregulativ zur Herabsetzung der zu hohen Chromosomenzahlen beitragen, ließ ich nicht gelten. Wohl aber nahm ich in beschränktem Maße andere Vorgänge zur Beseitigung überchromosomiger Zellen und Kerne in Anspruch, so vor allem deren Desorganisation[4]). An diesem Ergebnis

1) Über geschlechtbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII, pag. 464. Zu vergleichen wäre übrigens hierzu auch der Abschnitt aus B. Němec's Buch, der die Beziehungen zwischen Kern- und Zellgröße behandelt, besonders pag. 403 ff.

2) Das Problem usw., pag. 48.

3) Über die Individualität der Chromosomen usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIV, pag. 498.

4) Ebenda, pag. 499—501.

muß ich auch nach eingehendem Studium des B. Němec'schen Buches und nach erneuerter Untersuchung meiner Präparate festhalten. Da B. Němec seine Angaben über autoregulative Reduktionsteilungen in chloralisierten Wurzeln in Beziehung zu den Problemen der Befruchtung und des Generationswechsels bringt, so hielt ich es für geboten, meine Ansichten hier den seinigen gegenüberzustellen.

Auch in dem Abschnitt seines Buches, der „Verwundung, Kernteilung und Kernübertritte" behandelt[1]), findet B. Němec Anknüpfungspunkte für „direkte" und „indirekte" Reduktionsteilung in vegetativen Geweben. Er stützt diese Deutung durch ähnliche Argumente und Bilder, wie es jene waren, die uns schon bei den chloralisierten Wurzeln beschäftigt haben. Zu den indirekten Beweisführungen gehört es auch hier beispielsweise, wenn B. Němec die einer dekapitierten Wurzelspitze entnommene Teilungsfigur 103_4 [2]) „mit einer Reduktionsteilung in Zusammenhang bringen" möchte, weil eine Querteilung von Chromosomen, auf die man aus diesem Bilde auch schließen könnte, bisher in keinem Falle sicher nachgewiesen worden ist. Was das herangezogene Bild bedeutet, will ich nicht untersuchen, nur seine Deutung als Reduktionskernplatte kann ich nicht akzeptieren und ebensowenig überzeugen mich die auf Taf. III unter Fig. 91*a* und *b* dargestellten Bilder, daß es sich in ihnen um die Anaphase einer Reduktionsteilung handelt, welche nach den Polen sich bewegende Doppelstäbchen vorführt. Immer wieder handelt es sich um Einzelbilder, wo der Beweis der Richtigkeit, der auf scheinbare Ähnlichkeiten sich stützenden Deutung, doch erst durch den Nachweis wirklicher Zusammenhänge mit dem angenommenen Ergebnis, erbracht werden müßte.

Sah ich mich in diesem Aufsatz zunächst veranlaßt, Kritik an den Angaben im B. Němec'schen Buche zu üben, so muß ich jetzt meiner Besprechung eine andere Wendung geben, um die Bedeutung hervorzuheben, die ich manchen in dem Buche niedergelegten, neuen B. Němec'schen Beobachtungen beilege. So wurde B. Němec durch einen wohlüberlegten Gedanken bestimmt, chloralisierte Hauptwurzeln zur Bildung von Seitenwurzeln anzuregen, um letztere auf etwaige von ihrer Mutterwurzel übernommene Synkarionten zu prüfen[3]). Die Mutterwurzeln wurden an fünf aufeinander folgenden Tagen chloralisiert und auf solche Weise an ihnen „eine mehrere Zentimeter lange Zone, wo

1) Das Problem usw., pag. 223 ff.
2) pag. 226.
3) Das Problem usw., pag. 73.

das Perikambium zahlreiche syndiploide Zellen enthält" erzielt. Am sechsten Tage dekapitierte B. Němec solche Wurzeln entsprechend weit, worauf sie, und zwar besonders an den jeweiligen Stellen, die nach den Chloralisierungen sich verdickt hatten, zahlreichere Seitenwurzeln trieben.

Erinnert sei daran, daß gemäß den Untersuchungen von Ph. Van Tieghem und H. Douliot[1]), der Pericykel (Perikambium) bei der Erbse, vor den Gefäßstrahlen, wo die Anlage der Seitenwurzeln erfolgt, gewöhnlich dreischichtig ist. Nur die äußerste dieser Schichten geht durch tangentiale Teilungen in den Aufbau des Seitenwurzelkörpers ein, und zwar, wie das die Van Tieghem-Douliot'schen Figuren[2]) lehren, mit einer Mehrzahl aneinandergrenzender Zellen.

In allen aus den chloralisierten Hauptwurzeln erzogenen Seitenwurzeln, eine ausgenommen, fand B. Němec Synkaryonten vor. In den meisten dieser Wurzeln „nahm die Zahl der Synkaryonten von der Basis zum Vegetationspunkte ab; häufig wurden ganze Gewebepartien von syndiploiden Zellen durch typische diploide Zellreihen abgelöst. In anderen Wurzelspitzen ließen sich jedoch die syndiploiden Zellreihen bis ins Transversalmeristem verfolgen und aus diesem weiter in die Wurzelhaube". Aus der Erscheinung, daß syndiploide Zellen durch typische diploide Zellreihen abgelöst werden, möchte B. Němec auch nicht unmittelbar auf erfolgte Chromosomenreduktion schließen[3]). Denn schon in seiner ersten Arbeit aus dem Jahre 1904[4]) sah er sich veranlaßt, mit der Möglichkeit zu rechnen, daß in einer chloralisierten Wurzel eine syndiploide Initiale am Vegetationspunkt durch eine diploide abgelöst werden könne. Dann würden aber auf syndiploide Zellpartien diploide folgen. In einem anderen Falle sieht B. Němec, wie syndiploide Zellen plötzlich endigen und diploide Zellen sie fortsetzen[5]). Doch ihnen liegen zusammengedrückte Reste abgestorbener Zellen an, zudem neben diesen weite Intercellularen, wie sie ungewohnt sind. „Das beweist, daß beim Ablösen der syndiploiden durch diploide Zellen Elemente abgestorben sind, und ich glaube", fügt B. Němec hinzu[6]), „es waren das eben die syndiploiden Initalien im Transversalmeristem."

1) Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sc. nat. Bot. 1889, 7e Sér., Tome VIII, pag. 185.

2) A. a. O. Taf. 13, Fig. 185 u. 186.

3) Das Problem usw., pag. 76.

4) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, pag. 723.

5) Das Problem usw., pag. 76.

6) Ebenda, pag. 77.

Anderswo ist aber die Situation derartig, daß sich B. Němec den Übergang von syndiploiden zu diploiden Zellen „nicht anders erklären kann“ als durch eine Chromosomenreduktion [1]). Wieder in anderen Fällen beschreibt B. Němec die Beseitigung syndiploider Initialen, die genügend dem Rande des Vegetationskegels genähert sind, durch ihre Überweisung an die Wurzelhaube. „Die nächst innere Zelle des Transversalmeristems wird dann nur Initiale für das Dermatogen.“ „Dadurch entsteht . . . . im Transversalmeristem sowie dem Wurzelkörper eine rinnenförmige Einkerbung . . .“ [2]). „Im ganzen nimmt“, wie das Schlußergebnis lautet, „die Zahl der syndiploiden Zellen mit dem Längerwerden der Wurzeln ab. Das ist . . . begreiflich, denn es können im Transversalmeristem syndiploide Initialen absterben, sie können ausgeschieden werden und schließlich kann auch eine Reduktion stattfinden [3]).“ Für das Absterben und Ausscheiden syndiploider Zellen aus solchen Seitenwurzeln hat B. Němec in der Tat weitere, recht interessante Belege gebracht. „In bezug auf die Reduktion“, schreibt er aber selber nieder, „ist zu bekennen, daß keine Kernteilungsfigur gefunden wurde, welche sicher als eine Reduktionsfigur zu deuten wäre [4]).“

Eine Seitenwurzel, die nur aus syndiploiden Zellen bestanden hätte, bekam B. Němec nicht zu sehen. Nur eine verbänderte Doppelwurzel bestand aus einer rein syndiploiden und aus einer gemischten Hälfte [5]). „In der aus lauter syndiploiden Zellen bestehenden Wurzel“, berichtet B. Němec, „gab es keine Anzeichen von Reduktionen“. Er fährt dann fort: „Dieser vereinzelte Fall ist deshalb interessant, weil er auf die Möglichkeit hinweist, daß die eventuellen Reduktionen sowie Ausscheidungen von syndiploiden Initialen unter dem Einfluß der die Mehrheit bildenden diploiden Zellen geschehen [6]).“ Für „Reduktionen“ läßt B. Němec, auf Grund weiterer Erwägungen, diese Möglichkeit nicht gelten [7]), wohl aber stellt er sie als autoregulativen Vorgang für die Beseitigung der syndiploiden Zellen, als fremdartige Elemente an dem Komplex der normal diploiden Initalien auf. In Wurzelspitzen mit dominierender Syndiploidie im Meristem könnte wohl die entgegen-

1) Das Problem usw., pag. 76.
2) Ebenda, pag. 78.
3) Ebenda, pag. 85.
4) Ebenda, pag. 87.
5) Ebenda, pag. 87, 88.
6) Ebenda, pag. 88.
7) Ebenda, pag. 88.

gesetzte Beseitigung erfolgen[1]). Ich halte diese Gedanken für sehr glücklich und möchte meinerseits für sie eintreten. Sie bringen uns eine sehr einleuchtende Stütze für die Annahme, daß die Verdoppelung des Chromosomensatzes in dem wichtigen Hugo de Vries'schen Mutanten Oenothera gigas ihren Ausgangspunkt hatte: „in einer Teilung der Chromosomen, die nicht von Zellteilung begleitet war, bald nach der Befruchtung". Ich führe diesen Satz so an, wie ihn Reginald Ruggles Gates zuerst ausgesprochen hat[2]). Ich schloß mich diesem Satze in der Fassung, daß eine Zellteilung der Kernteilung nicht gefolgt sei, an[3]), nachdem mich zuvor schon andere Fälle in meinem Aufsatze „Chromosomenzahl" zu einer ähnlichen Anschauung geführt hatten[4]). Man darf nunmehr, durch das Verhalten der von B. Němec aus chloralisierten Hauptwurzeln erzogenen Seitenwurzeln belehrt, mit weit größerer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes, die sich in der Phylogenie einer gegebenen Pflanze einstellte, nur dann Aussicht hatte fortzubestehen, wenn sie in einer Keimzelle sich vollzog, von der die gesamte Gewebebildung ausging, also bei den Metaphyten von der befruchteten Eizelle. Verdopplung des Chromosomensatzes in einzelnen Gewebezellen hat nicht Bestand, solche Zellen gedeihen nicht innerhalb der mit der anderen Chromosomenzahl ausgestatteten „Majorität". Wenn es Élie und Émile Marchal[5]) gelungen ist, den Chromosomensatz der Moospflänzchen wiederholt dauernd zu verdoppeln, so ist es auch nur, weil ihre neugeschaffenen Pflänzchen, am Ursprungsort, mit nur einer, die entsprechende Verdoppelung der Chromosomen aufweisender Kernart ausgestattet wurden. — Über die eigenartige Symbiose, in welche die Gewebe von spezifisch verschiedenem Ursprung innerhalb der Chimären eintreten und dem etwaigen Antagonismus, der sich zwischen ihnen geltend macht, werden uns weitere Veröffentlichungen aufzuklären haben.

Wichtig ist es mir, aus den B. Němec'schen[6]) Angaben zu ersehen, daß auch er in den Kernplatten syndiploider Kerne nur paarige Anordnungen von Chromosomen konstatieren konnte. Wo Gruppen

---

1) Das Problem usw., pag. 89 ff.

2) The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas. Arch. f. Zellforschung 1908, Bd. III, pag. 546.

3) Flora 1910, Bd. C, pag. 409.

4) Ebenda, pag. 403.

5) Vgl. deren Mitteilungen in den Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Cl. des sciences, seit 1907.

6) Das Problem usw., pag. 53, 84.

von vier Chromosomen sich zeigten, hält sie auch B. Němec für bloß zufällig. Die theoretische Bedeutung dieser Tatsache hat mich neuerdings eingehend in meinem Aufsatze „Chromosomenzahl“ beschäftigt[1]. Ich erklärte sie damit, daß durch paarweise Gruppierung der Chromosomen jene Affinitäten, welche die homologen Chromosomen zusammenführen, gesättigt sind. Theoretisch folgerte ich weiter daraus, daß in den Endospermkernen der Angiospermen, die Chromosomen auch nur in Paaren und nicht zu dreien, wie es aus dem Ursprung dieser triploiden Kerne sonst folgen müßte, angeordnet sein würden. Ich fand meine Annahme durch die Untersuchung des protoplasmatischen Wandbelags der Embryosäcke von Galtonia candicans bestätigt[2]. Es ist mir nun sehr wichtig, daß auch B. Němec in den Kernplatten, die ihm in einer schon gefächerten Endospermanlage von Secale cereale zur Beobachtung vorlagen, nicht zu drei gruppierte, sondern einerseits zu je zwei einander genäherte, andererseits ohne Paarling gebliebene Chromosomen fand. „Es ist dies gewissermaßen überraschend“, schreibt B. Němec[3], „denn man könnte auch eine Anordnung zu dreien erwarten, wenn es wirklich wahr ist, daß die üblichen Paarlinge aus einem mütterlichen und einem homologen väterlichen Chromosomen bestehen. Nichts würde hier eigentlich im Wege stehen, daß sich an ein mütterliches Chromosom zwei väterliche[4] ankuppeln“. Dieser Teil des B. Němec'schen Buches war augenscheinlich gedruckt, bevor mein Aufsatz über „Chromosomenzahl“ erschien. Daß die Deutung, die ich dort der ebenfalls nur paarigen Anordnung der Chromosomen in den Kernplatten triploider Endospermkerne gab, das richtige traf, geht wohl daraus hervor, daß ich imstande war, die Erscheinung vorauszusehen. Daß ich von meinen theoretischen Anschauungen, bei der doch immerhin subtilen Untersuchung, nicht beeinflußt war, folgt aus der unabhängigen Feststellung derselben Tatsache durch B. Němec bei Secale cereale, ungeachtet er selbst eigentlich einen anderen Ausfall der Beobachtung erwartete.

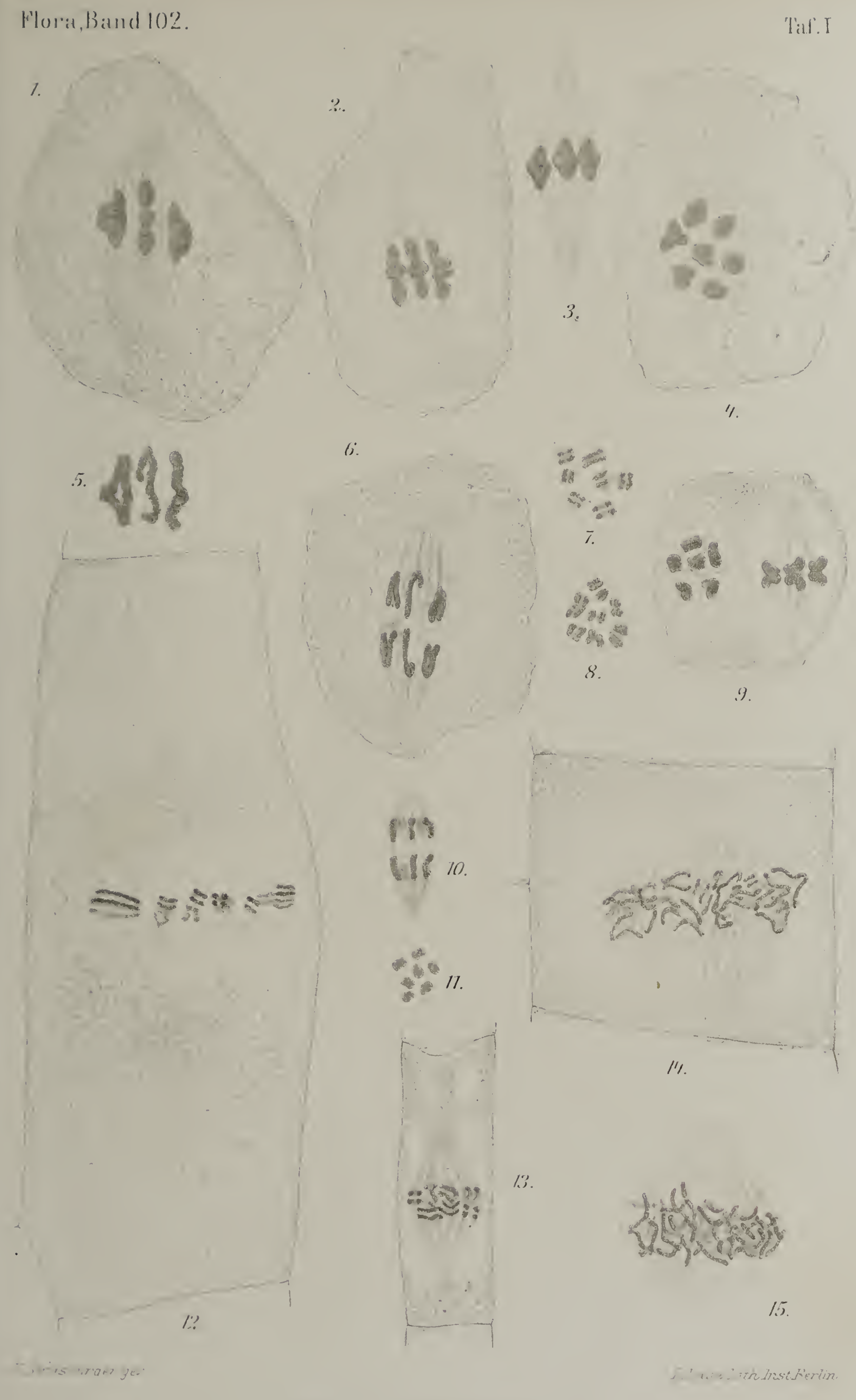
Auf den allgemeinen Teil des B. Němec'schen Buches gehe ich nicht ein. Es brachte mir in bezug auf die Individualität der Chromosomen, in Fragen der Befruchtung und des Generationswechsels,

1) Flora 1910, Bd. C, pag. 414.

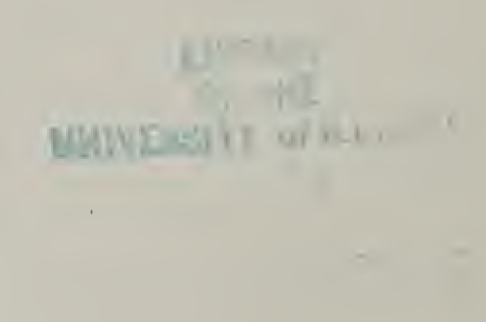
2) Chromosomenzahl, Flora 1910, Bd. C, pag. 416, Fig. 10 u. 11, Taf. VI.

3) Das Problem usw., pag. 111; auch die Erklärung der Figuren pag. 522 und die Figuren selbst, Taf. I, Fig. 29 u. 30.

4) Müßte eigentlich umgekehrt heißen: an ein väterliches zwei mütterliche.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.



sowie sonstiger Probleme, die sich daran knüpfen lassen, manche Anregung. In vielen grundlegenden Dingen stellte sich Übereinstimmung der Ansichten heraus, in manchen nicht, wie das anders nicht zu erwarten stand. Wo Gegensätze der Auffassung bestehen, diese zu diskutieren, hätte hier keinen Zweck. Da mag jeder nach ihrer Begründung in den Originalarbeiten suchen und auf solcher Grundlage ein Urteil sich zu bilden suchen. Meinungsverschiedenheiten an sich hätten mich auch nicht bestimmt, diesen Aufsatz zu verfassen. Mir galt es aber, in ihm zu begründen, daß bestimmte Kernteilungsbilder über die B. Němec in seinem neuen Buch berichtet, keine zutreffende Deutung erfahren haben. Da nun B. Němec diesen Teilungsbildern eine weitreichende Bedeutung beimißt, so schien mir eine Stellungnahme ihnen gegenüber geboten.

Figurenerklärung zu Tafel I.

Alle Bilder sind Pisum sativum entnommen. Sie beziehen sich in den Fig. 1—11 auf Pollenmutterzellen, in den Fig. 12—15 auf Längsschnitte von Wurzelspitzen, und zwar wurde Fig. 14 einer im normalen Zustande fixierten Wurzelspitze entnommen, während die Fig. 12, 13 und 15 zuvor chloralisierten Wurzeln entstammen. Die Vergrößerung sämtlicher Figuren beträgt 1600.

Fig. 1—3. Reduktionsteilungsspindeln in Seitenansicht.

Fig. 4. Reduktionsplatte in polarer Ansicht.

Fig. 5. Reduktionskernplatte in Seitenansicht mit beginnender Trennung der die Gemini bildenden Chromosomen.

Fig. 6. Frühe Anaphase der Reduktionsteilung.

Fig. 7 u. 8. Späte Anaphase der Reduktionsteilung, die Tochterkernanlagen in Polansicht.

Fig. 9. Das homöotypische Kernspindelstadium der Tochterkerne. Rechts die ganze Kernspindel in Seitenansicht, links ihre Kernplatte in polarer Ansicht.

Fig. 10. Frühe Anaphase der homöotypischen Teilung.

Fig. 11. Späte Anaphase der homöotypischen Teilung, ein Enkelkern in Polaransicht.

Fig. 12. Eine somatische syndiploide Kernspindel in der Seitenansicht. Die längsgespaltenen Chromosomen doppelt gelagert innerhalb der Kernplatte.

Fig. 13. Eine somatische diploide Kernspindel in Seitenansicht innerhalb einer verhältnismäßig schmalen Zelle. Die längsgespaltenen Chromosomen doppelt gelagert innerhalb der Kernplatte.

Fig. 14. Beginnende Trennung der Längshälften der Chromosomen innerhalb einer somatischen syndiploiden Kernspindel in Seitenansicht. Die Längshälften jedes Chromosoms vollziehen die Trennung in Richtung entgegengesetzter Spindelpole.

Fig. 15. Nächstfolgender Zustand der Trennung.

Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen.

Von **J. Doposcheg-Uhlár.**

(Mit 32 Abbildungen im Text und 7 Tafeln.)

Vorliegende Arbeit behandelt zum großen Teile Fragen und Probleme, die Goebel in den Kapiteln „Regeneration" und „Polarität" seiner „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen" [1]) zur Sprache bringt.

Es wurde untersucht:

1. Regeneration an Farnkeimpflanzen.

Daß embryonales Gewebe in erster Linie zur Regeneration befähigt ist, wurde durch viele Versuche verschiedener Forscher festgestellt.

Soll Dauergewebe den Ausgangspunkt eines Regenerates bilden, so muß dasselbe zu diesem Zwecke erst wieder in den embryonalen Zustand übergeführt werden [2]).

Ein Zwischenstadium zwischen diesen beiden Geweben bildet das Gewebe der Keimpflanzen, welches, wie Goebel [3]) zeigte, hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit dem embryonalen Stadium noch näher steht als das Dauergewebe. Die Plastizität desselben ist viel größer als bei letzterem und die Rückkehr zum embryonalen Stadium leichter.

Durch Goebel's [4]) Untersuchungen wurde ferner bekannt, daß Keimpflanzen bezüglich der Regenerationsfähigkeit sich vielfach anders verhalten, als dieselbe Pflanze im späteren Lebensstadium. So können an Primärblättern verschiedener Farne 1. neue Farnpflanzen, 2. Prothallien, 3. Mittelbildungen zwischen Farnpflanzen und Prothallien ent-

stehen. Auch an den Stämmchen [5]) der Farnkeimpflanzen können bei der Regeneration Prothallien auftreten.

Da über die Art und Weise der Regeneration der Farnkeimpflanzen bis nun keine weiteren Untersuchungen vorlagen, so wurden an einer Reihe von Keimpflanzen verschiedenen Alters und dementsprechend verschiedener Organisationshöhe Regenerationsversuche angestellt.

Als Versuchspflanzen dienten Athyrium filix femina, Osmunda regalis, Nephrodium molle und Pteris serrulata.

A. Athyrium filix femina.

Keimpflanzen, ein bis zwei Primärblätter stark, wurde der Vegetationspunkt, welcher dem Blattstiele des ersten Keimblattes ansitzt, durch einen Schnitt parallel zur Längsachse entfernt, so daß nur mehr die Wurzel und das eine Blatt vorhanden waren.

Die so operierten Pflanzen wurden auf Torfmull weiter kultiviert.

Nach ungefähr einer Woche machte sich eine Reaktion in der Weise geltend, daß einzelne Zellen oder Zellgruppen an der Schnittfläche sich vorwölbten (Taf. II, Fig. 1), miteinander verwuchsen und schon bald zur Bildung einer Scheitelzelle übergingen (Taf. II, Fig. 2). welche, wie die Folge zeigen wird, zuerst immer eine Blattscheitelzelle ist.

Diese noch indifferenten Zellgruppen können sich aber auch zu einem kugeligen, brombeerartigen Callusgebilde (Taf. II, Fig. 3) vereinigen, welches dann im apikalen Teile zur Anlage einer Scheitelzelle schreitet.

Fig. 4, Taf. II zeigt, daß in dieser Callusknospe der Gefäßbündelanschluß bereits zu einem Zeitpunkte erfolgte, da am Scheitel eine Scheitelzelle noch nicht aufgetreten war, also das normale Wachstum noch nicht begonnen und doch schon eine Differenzierung im Inneren stattgefunden hatte.

Die Herausbildung einer Scheitelzelle und die beginnende Teilungstätigkeit an derselben ist aus Fig. 5*a*, *b*, Taf. II zu ersehen.

Eine abnormale Regenerationsweise zeigt Fig. 6, Taf. II. — An der Verwundungsstelle entstand ein blattartiges Callusgebilde, ohne Vegetationspunkt, das sich gleichsam schützend um ein zweites Callusgebilde wölbt, welches ebenfalls noch keine Scheitelzelle besitzt, doch den Gefäßbündelanschluß bereits bewerkstelligte.

Abnormal ist auch das Regenerat Fig. 7 (*a* und *b*), Taf. II. — Dasselbe ist eine napfförmige Calluswucherung mit der Öffnung parallel zur Längsachse der Keimpflanze.

B. Osmunda regalis.

Keimpflanzen desselben Alters wie im vorhergehenden Falle, welchen der Vegetationspunkt ebenfalls durch einen Schnitt parallel zur Längsachse entfernt wurde, zeigen im Beginne einen ähnlichen Verlauf der Regeneration wie Athyrium filix femina.

Fig. 8, Taf. III ist gleichsam ein fortgeschrittenes Stadium der Fig. 2, Taf. II.

Bemerkenswert ist, daß die neuen Zellgruppen auch hier schon sehr bald zur Bildung von Blattscheitelzellen übergehen.

Von Osmunda regalis wurden auch ältere Keimpflanzen untersucht. — An Exemplaren mit vier bis fünf Primärblättern wurde der Vegetationspunkt durch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse entfernt; derselbe ward jedoch so geführt, daß mindestens zwei Blätter behufs besserer Ernährung erhalten blieben.

In diesem Falle kann an der horizontalen Schnittfläche ein Wundgewebe(-Callus) entstehen (Taf. III, Fig. 9*a*, *b*), welches die Wunde verschließt. Unter diesem Wundgewebe, acht bis zehn Zellschichten tiefer, bildet sich am Ende des Gefäßbündelstranges eine Gruppe von embryonalen Zellen, die nun zum Ausgangspnnkte des Regenerates werden.

Dies geschieht in der Weise (Taf. III, Fig. 10*a*, *b*), daß der Callus an verschiedenen Stellen auseinanderweicht und in mehrere blattartige Lappen zerreißt, welche den unter ihnen sich entwickelnden Vegetationspunkt schützend umhüllen. — Gleichzeitig hat sich im vorliegenden Falle das embryonale Gewebe bereits geformt und bildet einen nach unten gekehrten spitzen Kegel, der im Begriffe ist, in Scheitelzellwachstum überzugehen.

Einen weiteren Fortschritt in der Bildung des Vegetationspunktes zeigt Fig. 11, Taf. III, wo sich ein mittlerer vorgewölbter und zwei seitliche Teile erkennen lassen, dicht mit embryonalen Zellen erfüllt.

In Fig. 12*a*, *b*, Taf. III sieht man die Ausbildung des ersten Blattes aus dem Callus unabhängig vom Sproßvegetationspunkte, und dependierend von diesem wahrscheinlich die Entstehung des zweiten Blattes.

Die Anlage des Vegetationspunktes ist demnach in den geschilderten Fällen endogen unter dem Schutze eines Wundgewebes am Ende des Gefäßbündelstranges.

Die Entwicklung der neuen Knospe stimmt insofern mit dem Wachstum der Keimpflanze aus der befruchteten Eizelle überein, als

auch hier zuerst ein Blatt (Keimblatt) und dann erst die Bildung des Sproßvegetationspunktes erfolgt.

Die Bildung des Regenerates kann aber auch ohne Wundgewebe erfolgen (Taf. IV, Fig. 13). Die Callusknospe, an der bereits eine Art Epidermis von dem inneren, noch nicht differenzierten embryonalen Gewebe zu unterscheiden ist, durchbricht dann das abgestorbene Gewebe der Schnittfläche.

Der Anschluß an das Leitbündel ist durchgeführt.

Als Fortsetzung dieses Entwicklungsganges dürfte das Regenerat Fig. 14, Taf. V anzusehen sein. Die Callusknospe entwickelte sich zu einem Achsengebilde, an deren einem Ende das erste Blatt und an der Basis desselben der Sproßvegetationspunkt entstand.

Ein ebenfalls vorgeschrittenes Stadium an einer noch älteren Pflanze zeigt Fig. 15*a*, *b*, Taf. IV. — Von den bereits vorhandenen zwei Blattanlagen ist das ältere das Keimblatt ohne Vegetationspunkt, während das jüngere Blatt, welches vom Sproßvegetationspunkt dependiert, schon eine Scheitelzelle aufweist.

Es tritt also auch hier wie bei Athyrium filix femina der Fall auf (Taf. II, Fig. 6), daß Blattgebilde ohne Vegetationspunkt entstehen können, welche wahrscheinlich lediglich dem Knospenschutze dienen dürften.

C. Nephrodium molle.

Von diesem Farne standen Keimpflanzen zur Verfügung, die bereits zur Bildung von Folgeblättern geschritten waren; ihr Stämmchen hatte einen Durchmesser von etwas mehr als 1 mm erreicht.

Der Vegetationspunkt wurde wieder durch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse entfernt, so daß noch zwei bis drei Folgeblätter vorhanden waren.

Die Regeneration erfolgte hier in mannigfaltiger Weise.

Aus Fig. 16, Taf. V ist ersichtlich, daß am Rande der Schnittfläche, unmittelbar aus dem zu Tage liegenden Gewebe in der Nähe der Leitbündelendigung sich ein Zellhöcker bildete.

An der Schnittfläche selbst hatte sich sonst kein Wundgewebe entwickelt; die oberste Zellschicht ist nur gebräunt. Deren Zellwände sind nach außen nach Art einer Epidermis stark verdickt.

Im Gegensatz zu diesem Beispiele kann unter der Schnittfläche sich ein callusartiges Wundgewebe ausbilden (Taf. V, Fig. 17*a*, *b*), an dessem Rande das erste Blatt unabhängig von einem Sproßvegetationspunkte entsteht. Dieser wird erst an der Basis dieses Keimblattes angelegt.

Unter der neuen Oberfläche war hier auch eine lebhafte Cambiumtätigkeit entstanden, welche die Enden der nach links und rechts zu den Blättern abgehenden Gefäßbündelstränge miteinander in Verbindung brachte.

Ein Fortschritt des letzteren Vorganges ist aus Fig. 18, Taf. IV zu ersehen, wo die beiden Gefäßbündelstränge durch Regeneration eines bogenförmigen Gefäßteiles tatsächlich vereinigt wurden und so für die Ernährung des jungen Gewebes eine breitere Basis geschaffen wurde.

Häufig nimmt das Regenerat auch seinen Ursprung in der Blattachsel eines stehengebliebenen Blattes (Taf. V, Fig. 19, 20), wohl aus dem Grunde, weil hier die zugeführten Assimilate des Blattes sich stauen. Es bildet sich zwischen dem zentralen Leibbündel und der Blattachsel ein Callushügel, der sich oberseits verbreitert und abflacht; an der neugebildeten apikalen Fläche desselben entstehen dann Blatt- und Sproßvegetationspunkt.

Noch einen anderen Fall weist Fig. 21, Taf. V auf. — Der ganze Stumpf des Stämmchens hat sich über einem horizontal verlaufenden Gefäßbündelstrang zu einer kugeligen Callusknospe entwickelt; an der Basis desselben, in der Nähe eines Blattes, entsteht die erste Blattscheitelzelle.

Daß auf einer und derselben Schnittfläche mehrere Regenerate auf einmal entstehen können, ist aus Fig. 22, Taf. V zu ersehen.

Wenn aber die Verwundung des Stämmchens eine zu große war, oder wenn aus einem anderen Grunde an der Schnittfläche eine Regeneration nicht möglich wurde, entsteht das Regenerat an irgend einer anderen Stelle am Stämmchen aus der unverletzten Epidermis (Taf. V, Fig. 23 *a*, *b*).

Es kann aber letztere Art der Neubildung auch gleichzeitig mit einer Knospung an der Schnittfläche stattfinden, wie aus Fig. 24, Taf. V zu ersehen ist, welches Präparat derselben Versuchspflanze wie Fig. 19, Taf. IV entstammt.

Sahen wir in den eben geschilderten Fällen die Bildung einer Scheitelzelle schon bald nachdem die Wunde geschlossen war und bis auf einen Fall immer von der Schnittfläche aus entstehen, so kommen im folgenden Beispiele, daß sich ähnlich wie bei Osmunda (Taf. III, Fig. 14) die ganze Schnittfläche in ein walzenförmiges Callusgebilde fortsetzt. — Am äußeren Umfange desselben bilden sich Spreuschuppen und Drüsenhaare aus; der zentrale Gefäßstrang verlängert sich in dasselbe.

Das Regenerat erhält schließlich dorsiventralen Charakter, indem sich an der Basis desselben eine Scheitelzelle und zwar die Sproßscheitelzelle ausbildet (Taf. V—VI, Fig. 25, 26, 27, 28).

Dieses Callusgebilde ist als die Basis und der Stiel des ersten Blattes anzusehen.

Eine ganz konforme Tatsache wird im nächsten Abschnitte bei der Regeneration der Farninternodien uns wieder begegnen.

An dieser Callusknospe können, wie Fig. 27, Taf. VI zeigt, auch prothalloide Auswüchse auftreten, eine Tatsache, die, wie eingangs erwähnt, bereits von Goebel[5]) für Keimpflanzen von Ceratopteris thalictroides nachgewiesen wurde.

D. Von Pteris serrulata, wurden Keimpflanzen mit entwickelten Folgeblättern untersucht.

Eine Pflanze (Taf. VI, Fig. 29 *a* u. *b*) zeigte die Tatsache, daß sich abseits der Schnittfläche endogen eine Sproßanlage ausbildede, die erst nach Spaltung des sie umgebenden Parenchymgewebes zur weiteren Entfaltung gelangen konnte.

Sonst verhielten sich die Regenerate ähnlich wie bei Nephrodium molle.

Zusammenfassung.

Überblickt man die Resultate der vorliegenden Untersuchungen, so geben sie im allgemeinen wieder Zeugnis von der großen Reproduktionskraft, welche den Keimpflanzen auch der Farne eigen ist; ein abgeschnittener Vegetationspunkt kann unter günstigen Umständen nach einer Woche ersetzt sein.

Im Speziellen ergibt sich als gemeinsame Eigenschaft, daß die Regenerate, auf welchem Wege sie auch immer zustande gekommen sein mögen, den Entwicklungsgang durchlaufen, welcher auch der aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums entstehenden Keimpflanze zukommt — es wird immer zuerst ein Blatt unabhängig vom Sproßvegetationspunkte und hernach erst letzterer gebildet.

Dieselbe Erscheinung wurde auch von Kupper[6]) an blattbürtigen Knospen verschiedener Farne nachgewiesen. — Teleologisch ist dieses Verhalten nicht ganz erklärlich. — Bei der normalen Entwicklung aus der Keimpflanze ist es verständlich, daß die Pflanze trachtet möglichst bald ein Blatt zu produzieren, um mit Hilfe der gebildeten Assimilate das Wachstum zu fördern. Bei der regenerierenden Keimpflanze aber, die so wie so im Besitze des Assimilationsapparates

sich befindet, fällt genannter Umstand weg und es kommt dieses erste Blatt nur als Schutz für den Sproßscheitel in Betracht.

Im Beispiele von Osmunda regalis (Taf. IV, Fig. 15) ist dieses erste Blatt auch eine Hemmungsbildung, ohne Scheitelzelle und ist im Wachstume auch bereits vom zweiten Blatte überholt.

Die Entstehung des Regenerates ist in der großen Mehrzahl der Fälle eine exogene — nur bei Osmunda und Pteris serrulata kann sie auch endogen sein; bei ersterer unter dem neu entstandenen Wundgewebe, bei letzterer im Parenchym des Stämmchens.

2. Regeneration an Farninternodien.

War im vorigen Abschnitte das bewurzelte, mit Assimilationsapparat versehene, jedoch des Vegetationspunktes beraubte Stämmchen der Keimpflanze das Versuchsobjekt, so soll im Folgendem die Regeneration an nur aus Dauergewebe bestehenden Rhizominternodien, die also weder aktive noch ruhende (Knospen)-Vegetationspunkte besitzen, untersucht werden.

Die Rhizome der meisten einheimischen Farne besitzen allerdings so kurze Internodien, daß sie für den gedachten Zweck unbrauchbar sind. — Doch wurden immerhin an Cystopteris fragilis und Phegopteris dryopteris brauchbare Versuchsobjekte gefunden.

Von ausländischen Farnen wurden untersucht Davallia dissecta, Polypodium repens, Polypodium leiorhizum.

Phegopteris dryopteris Fée.

Nachdem am 24. Mai 1—1½ cm lange Internodien in Torfmull gelegt worden waren, konnte an einzelnen Objekten schon anfangs Juli der Beginn von Sproßregeneration konstatiert werden, deren Verlauf nun geschildert werden soll.

Der Regenerationsvorgang beginnt damit, daß mehrere unter der Epidermis befindliche Reihen von Parenchymzellen an irgendeiner Stelle in Teilung eintreten (Taf. VI, Fig. 30), wobei sich die Epidermis vorwölbt.

Diese zerreißt, die äußerste Zellschicht streckt sich und tritt über die Oberfläche hervor (Taf. VI, Fig. 31).

Das immer mehr sich vergrößernde Zellgebilde kann sich nunmehr gleich von Anfang an in mehrere Äste teilen (Taf. VI—VII, Fig. 32, 33, 33 *a*), oder es bildet sich eine geschlossene Calluswucherung, die erst später seitliche Äste austreibt (Taf. VII, Fig. 34, 34 *a*).

Fig. 33*a*, Taf. VII zeigt auch, daß jeder der drei parallel verlaufenden Äste im Begriffe ist, an seiner Spitze in (Blatt)-Scheitelzellwachstum überzugehen. — Auch ein Prokambiumstrang ist bereits angelegt. — Rhizoiden und Wurzeln sind noch nicht ausgebildet.

Aus Fig. 34 und 35, Taf. VII ist ferner zu ersehen, daß am Ursprungsorte des Regenerates Wundholz erzeugt wurde, an welches sich das neu gebildete Leitbündel anschließt. Fragt man sich nach dem Nutzen dieser Tracheidenplatte für den regenerierten Sproß, so kann man zu der Anschauung kommen, daß dieselbe für die Wasserleitung insofern zweckmäßig wäre, als sie nach Art eines Saugapparates (Haustoriums) in dem Parenchym des Internodiums die immer größer werdenden Ansprüche des Regenerates nach Wasser solange befriedigen könnte, bis letzteres imstande ist, durch Erzeugung von Wurzeln vom Mutterinternodium sich selbständig zu machen.

Wenn diese Tracheidenbildung vorher als Wundholz bezeichnet wurde, so ist dies nicht ganz richtig. Denn die Verwundung ist nur sekundär die Ursache der Holzerzeugung; das primäre ist die Bildung der Adventivknospe und erst infolge der Größenzunahme derselben wahrscheinlich durch einen von derselben ausgehenden Reiz oder durch sonstige Korrelationsverhältnisse, entsteht im Parenchym das Holz.

Küster[7]) nennt ähnliche Holzreaktionen „wundholzähnliche Gewebe“ „die nicht nach Verwundung, sondern unter Einwirkung irgendwelcher anderer Faktoren entstehen“.

Diese Holzbildung kann auch außerhalb des Internodiums inmitten der neuen Calluswucherung vor sich gehen (Taf. VII, Fig. 37).

Ein eigentümliches Verhalten zeigt die Knospe in Fig. 36, Taf. VII. Diese Knospe, an der bereits zwei Scheitelzellen entstanden sind, wird von einem Blattgebilde schalenartig umhüllt — ähnlich wie solche Bildungen bei Athyrium filix femina (Taf. II, Fig. 6) und auch bei Osmunda regalis (Taf. III, Fig. 10*a*) vorkamen.

Dieses Blattgebilde kann nun schon von Anfang an getrennt neben dem andern Knospenteil herangewachsen sein und sich erst im Verlaufe des Wachstums schützend übergeneigt haben, aber die Aufeinanderfolge der Zellenordnung in den benachbarten äußeren und inneren Zellreihen läßt auch der Ansicht Raum geben, daß beide Teile ursprünglich ein Ganzes waren und die Trennung erst nachträglich auftrat, ähnlich wie solche Trennung bei Osmunda (Taf. III, Fig. 11) und Pteris (Taf. VI, Fig. 29) vorkam, wie sie in folgendem noch bei Cystopteris sich zeigen wird.

Im weiteren Entwicklungsgange der Knospe (Taf. VII, Fig. 37, 38) bildet sich das erste Blatt wieder unabhängig und vor dem Sproß-vegetationspunkte.

Die ausgebildete junge Pflanze (Taf. VII, Fig. 38) zeigt bereits die charakteristisch langen Internodien und die Bildung von Wurzeln aus der Mitte des Stämmchens.

Aus der Schnittfläche fand bei den Internodien von Phegopteris dryopteris keinerlei Regeneration statt.

Cystopteris fragilis subsp. regia Bernouilli.

An den Internodien dieses Farns entstehen Regenerate auch an der apikalen Schnittfläche, indem die Zellen derselben Callus bilden, aus welchem das erste Blatt und die Stammknospe entstehen (Taf. VII, Fig. 39, 40).

Auch hier kann der Fall eintreten, daß sich die Callusknospe in zwei Teile teilt (Taf. VII, Fig. 40), an deren Basis und unter derem Schutze sich die Stammknospe entwickelt.

Daß die Regeneration aber auch wie bei Phegopteris aus der Rinde erfolgen kann, ist aus Fig. 41, Taf. VIII zu erkennen, in der auch die Anlage des Sproßvegetationspunktes an der Basis des ersten Blattes bereits in fortgeschrittenem Stadium in Erscheinung tritt.

Erfolgt die Regeneration von der Schnittfläche aus, so können an derselben eine ganze Anzahl von Sprossen entstehen (Taf. VIII, Fig. 42).

Davallia dissecta.

Die Internodien zeigten an den Schnittflächen nur Wundgewebe, eine weitere Reaktion unterblieb.

An den ausgelegten Internodien von Polypodium repens und Polypodium leiorhizum fand keinerlei Regeneration statt.

Die Regeneration der Farninternodien kann demnach endogen oder exogen erfolgen und stimmt mit der Regeneration der Keimpflanzen im allgemeinen überein.

3. Sprossregeneration an Stelle von abgeschnittenen Adventivwurzeln bei Lycium halimifolium.

Voechting[8]) hatte gefunden, daß vorjährige Zweige dieser Solanee, in den feuchten Raum gebracht, Sprosse an der Spitze, Wurzeln aber entlang des ganzen Zweiges austrieben, ohne Beziehung zur Polarität. An jungen diesjährigen Zweigen erfolgte jedoch die Bildung von Wurzeln nur an der Basis.

Um eventuell einen Einblick in diese gegensätzlichen Verhältnisse zu gewinnen, wurden am 9. Dezember an ca. 30 cm langen Zweigen alle sichtbaren Knospen und Wurzelanlagen entfernt. Letztere befinden sich sowohl oberhalb und unterhalb der Blattachselknospen, als auch zerstreut über die Internodien in der Rinde und ragen oft als kleine Höcker hervor.

Diese in den feuchten Glashafen gehängten Stecklinge zeigten bei der Untersuchung am 4. Januar an den apikalen und basalen Schnittflächen reichlich Callusbildung, und auch an den Knotenschnittflächen war mehr oder weniger Callus gebildet worden, ohne daß sonst irgendwelche Neubildung an den Calli dieser Schnittflächen zu erkennen war.

Wohl aber hatte sich mitten am Internodium eines Stecklings, in der oberen Hälfte desselben, ein Sproß, 1 cm lang, gebildet. Da bei ähnlichen Versuchen mit Lycium halimifolium Sprosse immer nur aus dem Gewebe in der Nähe der Blattinsertion und niemals am Internodium aufgetreten waren, so drängte sich der Eindruck auf, daß das Sproßregenerat an Stelle einer abgeschnittenen Wurzelanlage sich entwickelt hatte.

Die anatomische Uutersuchung schien diese Annahme zu bestätigen, doch konnten wegen zu weit vorgeschrittenen Wachstums die ursprünglichen Verhältnisse nicht mehr genau erkannt werden.

Es wurden daher unter denselben Bedingungen neue Stecklinge aufgehängt, nur mit dem Unterschiede, daß die Wurzelanlagen nicht ausgeschnitten wurden. Sie wurden zum Austreiben gebracht und erst wenn sie 1—2 mm über die Epidermis hervorragten, wurden sie entfernt, um so auch äußerlich sicher zu sein, daß man es wirklich mit einer Wurzel zu tun habe.

Tatsächlich gelang es, mehrere solcher Wurzelstümpfe zur Sproßregeneration zu bringen und deren Entwicklung in verschiedenen Stadien zu verfolgen.

Fig. 43, Taf. VIII zeigt die junge Wurzel in dem Stadium, da sie im Begriffe ist die Epidermis zu durchbrechen.

Schneidet man nun die vorstehenden Wurzelteile ab (Taf. VIII, Fig. 44), so überwallt das Rindengewebe den Wurzelstumpf, der sich auch an der Spitze mit Wundgummi anfüllt. In diesem den Wurzelstumpf umgebenden Rindenteile treten nun Wundholzknäuel auf (Taf. VIII, Fig. 45), um welche sich ein Cambium bildet, das zum Ausgangspunkt des neuen Sprosses wird, nachdem vorher die Verbindung

mit dem Holzkörper des Stammes durch Tracheidenzüge hergestellt worden war.

Etwas veränderte Verhältnisse sind aus Fig. 46, Taf. VIII zu ersehen. Hier war die Wurzel auf einem etwas jüngeren Stadium abgeschnitten worden, da ihr Holzkörper eine noch geringe Ausbildung hatte. Die Spitze des Wurzelrestes ist kugelig angeschwollen, das Tracheidenknäuel ist wieder vorhanden und ebenso die Verbindung mit dem Holze des Stämmchens. Seitwärts von dem Tracheidenknäuel befindet sich eine kugelige Ansammlung embryonaler Zellen, die sich am Präparate vom umgebenden Gewebe durch stärkere Tinktion abhebt, wahrscheinlich ebenfalls der Ausgangspunkt der neuen Knospe. Durch die Mitte des Wurzelstumpfes verlaufen die mit Wundgummi erfüllten Reste der alten Gefäße.

Die Ausbildung der jungen Knospe kann aber auch erfolgen, ohne daß sich ein Knäuel von Wundholz bildet (Taf. VIII, Fig. 47). Das Regenerat setzt sich dann direkt mit der Basis der Wurzel in Verbindung.

Eine abnorme Regeneration des Holzteiles am stehengebliebenen Wurzelstumpfe zeigt Fig. 48, Taf. VIII. An der Basis desselben hat sich die Holzbildung nach zwei Seiten fortgesetzt, so daß zwei kugelschalenförmige Holzkörper entstanden, welche in ihrem Innern Parenchymgewebe umschließen. Sie dürften wohl ebenfalls die Basis für Sproßbildungen sein. Es ist diese Holzkörperverbindung ein Analogon zu den Leitbündelverbindungen bei Nephrodium molle (Taf. IV, Fig. 18).

Man kann also auf Grund der angestellten Untersuchungen nicht von einer direkten Umbildung einer Wurzel in einen Sproß reden, wie sie Goebel[9]) bei Anthurium longifolium nachwies, sondern es konnte nur festgestellt werden, daß durch das Abtrennen der Wurzel im embryonalen Gewebe des Wurzelstumpfes Bedingungen geschaffen wurden, welche die Regeneration eines Sprosses ermöglichten.

Es erinnert dieses Reproduktionsvermögen an die Fähigkeit der Seitenwurzeln an Hauptwurzeln in ihrem Ober- und Unterachseln Adventivsprosse zu bilden; im vorliegenden Falle aber sitzen die Wurzelanlagen an einer oberirdischen Sproßachse; auch kommen dieselben im normalen Leben der Pflanze niemals zum Austreiben.

Ferner beobachtete Beyerink[10]) bei Rumex Acetosella, daß ein in einer Achsel einer Seitenwurzel entstandener Sproßvegetationspunkt sich wieder in eine Wurzel rückverwandelte. Mehrfache in dieser Richtung vorgenommene Versuche konnten diese Angabe nicht bestätigen.

Der eingangs erwähnte Unterschied im polaren Verhalten verschieden alter Zweigstücke wurde durch andere Versuche bestätigt.

4. Regeneration aus Primärblättern von Begonia carolineaefolia.

Begonia carolineaefolia Regel gehört zu den wenigen Arten der Begoniaceae, welche geteilte Blätter haben (Fig. 49). Auf dem 20—30 cm langen Blattstiel des ausgewachsenen Blattes sitzen 6 bis 8 Teilblätter von ca. 10 cm Spreitenlänge.



Fig. 49. Begonia carolineaefolia. Erwachsenes Blatt. $^1/_2$ nat. Gr.

Am 15. Mai wurden zwei ausgewachsene Blätter aufrecht in Sand gesteckt. Da sich nach 14 Tagen beide Stecklinge bewurzelt hatten — und zwar sowohl am Rande als auch aus dem inneren Teile der Schnittfläche — wurden sie in Erde übersetzt. — In der zweiten Hälfte des Juli erschienen nunmehr am Callus des Schnittrandes die ersten Blätter, welche im Gegensatz zum Mutterblatt ungeteilt und ganzrandig waren, und auch die Schiefblattform noch nicht ausgeprägt hatten, also den Charakter eines Primärblattes trugen.



Fig. 50. Begonia carolineaefolia. Übergänge von Primär- zu Folgeblättern. Nat. Gr.

In der Folge traten Übergangsblätter auf (Fig. 50 *1*), welche bereits asymmetrisch waren mit mäßig gekerbtem Rande. Später wurden die Einschnitte immer tiefer (Fig. 50 *2*, *3*), bis beim vierten oder fünften Blatte (Fig. 50 *4*) die für Begonia carolineaefolia charakteristisch gefingerte Teilung erreicht war, wobei das längste Teilblättchen zurzeit der Entfaltung ca. 1 cm lang ist.

Von diesen verschiedene Entwicklungsstadien darstellenden Primärblättern wurden anfangs Oktober 12 Exemplare mit 1—1 ½ cm Spreitenlänge gesteckt.

Es sollte hierbei untersucht werden, wie sich einerseits die eventuellen Regenerate dieser Primärblätter zu den Regeneraten der normal ausgewachsenen Blätter verhalten, andererseits ob sich innerhalb der Regenerate Verschiedenheiten ergeben, je nach dem sie von einem ungeteilten oder bereits geteilten Primärblatte entstammen.



Fig. 51. Begonia carolineaefolia. Übergangsblatt auf dem ungeteilten Stadium verharrend. ¾ nat. Gr.

Diese Primärblattstecklinge zeigten erst anfangs April des nächsten Jahres den Beginn einer Sproßregeneration und in der weiteren Entwicklung dieser Regenerate ergaben sich nun folgende Unterschiede gegenüber der Regeneration an den geteilten ausgewachsenen Blättern:

1. Das ganzrandige Stadium des Primärblattes dauert viel länger an; es treten vier bis fünf Blätter auf, welche entweder ganzrandig oder nur schwach gekerbt sind, während erst das fünfte oder sechste Blatt den Typus 1, Fig. 50 zeigt. Beim erwachsenen Blatte wird dieses Stadium mit dem zweiten oder dritten regenerierten Blatte erreicht.

2. Ein weiterer Unterschied zeigte sich darin, daß beim fortschreitenden Wachstume nicht wie bei den Regeneraten des ausgewach-

senen Blattes zur Bildung der geteilten Blätter übergegangen wird, sondern daß der Steckling auf dem ungeteilten Stadium längere Zeit verharrt, in diesem Stadium an Größe und Flächenausdehnung zunimmt und erst viel später zur Ausbildung der geteilten Blätter übergeht.

Während die Abbildungen Fig. 50 zeigen, wie die verschiedenen Entwicklungsstadien an ein und demselben ausgewachsenen Blatte nacheinander entstanden waren, ist der zuletzt geschilderte Unterschied zu dieser Ausbildungsweise aus Fig. 51 zu ersehen.

Die Blätter 3 und 4 (1 und 2 sind abgestorben) zeigen noch das symmetrische ganzrandige Stadium, während Blatt 5 (5 cm lang, natürliche Größe) auf Stadium 1 der Fig. 50 verharrte und hierbei eine abnorme Größe erreichte (5 cm Länge), ohne daß zu diesem Zeitpunkte ein anderes Blatt, das einen Fortschritt in der Entwicklung gezeigt hätte, vorhanden war.



Fig. 52 *a*. Begonia carolineaefolia. Dieselbe Pflanze 2 Monate später. $^1/_3$ nat. Gr.

Zwei Monate später — anfangs September — sieht man an derselben Pflanze (Fig. 52 *a*, *b*), daß nach diesem Blatte 5, dessen Spreite in der Länge noch um 4 cm, also auf 9 cm angewachsen war, noch ein eingeschnittenes Blatt 6 mit 8 cm Spreitenlänge und erst hernach Blatt 7, das geteilte Fiederblatt reproduziert wurde.

Das Stadium vom 2. Juli war von allen 12 Pflanzen mehr oder weniger erreicht worden; das letztere Stadium vom 2. Sept. nur von vier Pflanzen, da die Blätter der anderen infolge einer Pilzinfektion erkrankt und abgefallen waren.

Eine ähnliche Tatsache wurde bereits von Goebel[11]) bei Solanum tuberosum nachgewiesen. Die aus der Knolle normal entstehenden Pflanzen erzeugen zuerst 2—3 einfache, ungeteilte Blätter, auf welche

dann erst in progressiver Ausbildung die Fiederblätter folgen. Werden jedoch von der Knolle Knospen nur mit einem kleinen Stück Knollengewebe abgelöst und unter gute Kulturbedingungen gebracht, so bleibt die daraus erwachsende Pflanze ebenfalls längere Zeit auf dem Stadium der ungeteilten Blattbildung stehen; es können acht Blätter ungeteilt sein und erst das neunte Blatt beginnt mit der Fiederung.

Goebel ist mit Recht der Ansicht, dieser Unterschied habe seine Ursache darin, daß in dem einem Falle die ganzen in der Knolle befindlichen Reservestoffe der Pflanze zur Verfügung stehen, die in dem anderen Falle mangeln, daß also die Möglichkeit eine höher gegliederte Blattform hervorzubringen an das Vorhandensein von Baustoffen in bestimmter Quantität und Qualität gebunden ist.



Fig. 52 *b*. Begonia carolineaefolia. Dieselbe Pflanze 2 Monate später. 1/2 nat. Gr.

Bei Begonia carolineafolia sind die Gründe für die geschilderten Differenzen in der Ausbildung der Blattregenerate wohl ähnliche. Den Regeneraten des ausgewachsenen Blattes stehen die im dicken, fleischigen, wie schon erwähnt 20—30 cm langen Blattstiele aufgehäuften Baustoffe zur Disposition; außerdem gestattet die große Entwicklung der Blattfläche einen lebhaften und intensiven Nachschub der verbrauchten Assimilate. Im Gegensatz hierzu können die kleinen Primärblätter mit oft nur 1—2 cm Stiellänge und einer Spreitenlänge von 2 cm dem sich neubildenden Regenerate wohl nur sehr wenig Nahrungsstoffe liefern. Dazu kommt noch, daß in ersterem Falle die Entwicklung des Wurzelsystems eine raschere und reichlichere sein wird. Die dadurch ermöglichte raschere Aufnahme von Wasser und Aschen-

substanzen kommt den Regeneraten des ausgewachsenen Blattes ebenfalls zugute.

Ferner gibt auch der Umstand einen Ausschlag, daß die regenerierenden Primärblätter bald nach dem die Regenerate eine gewisse Größe erreicht hatten, zugrunde gingen und die Regenerate ausschließlich auf ihre eigene Ernährungstätigkeit angewiesen waren.

Teleologisch betrachtet haben letztere das Bestreben solange auf der Jugendform zu verharren bis sie durch Vergrößerung der Blattfläche und Kräftigung des Wurzelsystems imstande sind eine entsprechende Ernährungsarbeit zu leisten und erst dann zu der eine relativ größere Summe von Baustoffen erfordernden Folgeblätterbildung überzugehen.

Ähnliche Regenerationsverhältnisse hat auch Winkler[12]) bei den Regeneraten von Primär- und Folgeblättern von Passiflora coerulea beobachtet. Er fand, daß die ungeteilten Primärblätter länger auf dem Primärblattstadium verharren als die geteilten Folgeblätter, ist jedoch der Ansicht, „daß der Ort, an dem das Blatt an der Mutterpflanze stand, nicht nur Einfluß auf die äußere Form des Blattes, sondern auch auf die Qualität der von diesem regenerierten Sprosse hat“.

Goebel[13]) ist bei diesem Beispiele der Meinung, daß mit dieser Auffassung Winkler's nur ein äußerer Umstand in den Vordergrund gestellt wurde, daß die Summe der zur Verfügung stehenden organischen Baumaterialien das Ausschlaggebende sei und die eben geschilderten Verhältnisse bei Begonia carolineaefolia scheinen Goebel's Auffassung zu bestätigen.

Daß nicht nur die Summe der organischen Baumaterialien in den Folgeblättern eine viel größere ist als in den Primärblättern, sondern auch der anorganischen, zeigt eine vergleichende Bestimmung der Aschenbestandteile.

Es wurden je 5 g lebendiger Substanz von Teilblättern eines Folgeblattes (und zwar nur von der oberen Hälfte, wo die Mittelrippen nicht so stark ausgebildet sind wie auf der unteren) und von ungeteilten Primärblättern, deren Spreite 4—5 cm lang war, hinsichtlich der Quantität ihrer Aschenbestandteile untersucht und gefunden, daß sich das Verhältnis im Folge- und Primärblatt wie 3,77 : 1 stellte, daß also in den Folgeblättern fast viermal so viel Aschenbestandteile vorhanden waren als in den Primärblättern.

Einen genaueren Einblick in diese Verhältnisse hätte man allerdings bekommen, wenn zur vergleichenden Wägung Primärblätter und

gefiderte Folgeblätter von gleicher Entwicklungsgröße — also ähnlich wie sie Fig. 50 zeigt — ausgesucht worden wären. Leider stand nicht eine genügende Anzahl zur Verfügung.

Man wird nicht fehl gehen, wenn man die vergrößerte Primärblattform, wie sie in Fig. 51 zu sehen ist, für diejenige Blattform ansieht, aus welcher entwicklungsgeschichtlich das geteilte Blatt von Begonia carolineaefolia entstanden ist. Damit hätte man durch die Regeneration aus den Primärblättern ein Mittel um Verwandschaftsverhältnisse klar zu stellen. Darauf weist auch schon Goebel hin [34]).

Von Interesse sind noch zwei gesteckte, geteilte Primärblätter, welche zuerst auf der Basis der Teilblätter regenerierten, ohne daß daselbst Einschnitte gemacht worden waren. Der Beginn war am 15. Juni konstatiert worden. Erst einen Monat später traten auch an der Basis des Blattstieles Knospen auf, zu einer Zeit, da die regenerierten Blättchen auf den Fiedern des Mutterblattes die Zahl fünf bis sieben erreicht und also eine ziemliche Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche erzielt war. Ob diese nun erst die Ausbildung der Blätter an der Basis des Blattstieles ermöglichten, läßt sich natürlich schwer entscheiden. Jedenfalls war zur Ausbildung der Blättchen auf den Fiedern wenig Material notwendig, da sie keine Stiele hatten und den Teilblättern dicht aufsaßen, während der ziemlich tief in der Erde sitzende Blattstiel des Mutterblattes für die regenerierten Blätter zur Bildung der Blattstiele ziemliche Arbeit leisten muß, damit er dieselben ans Licht bringt.

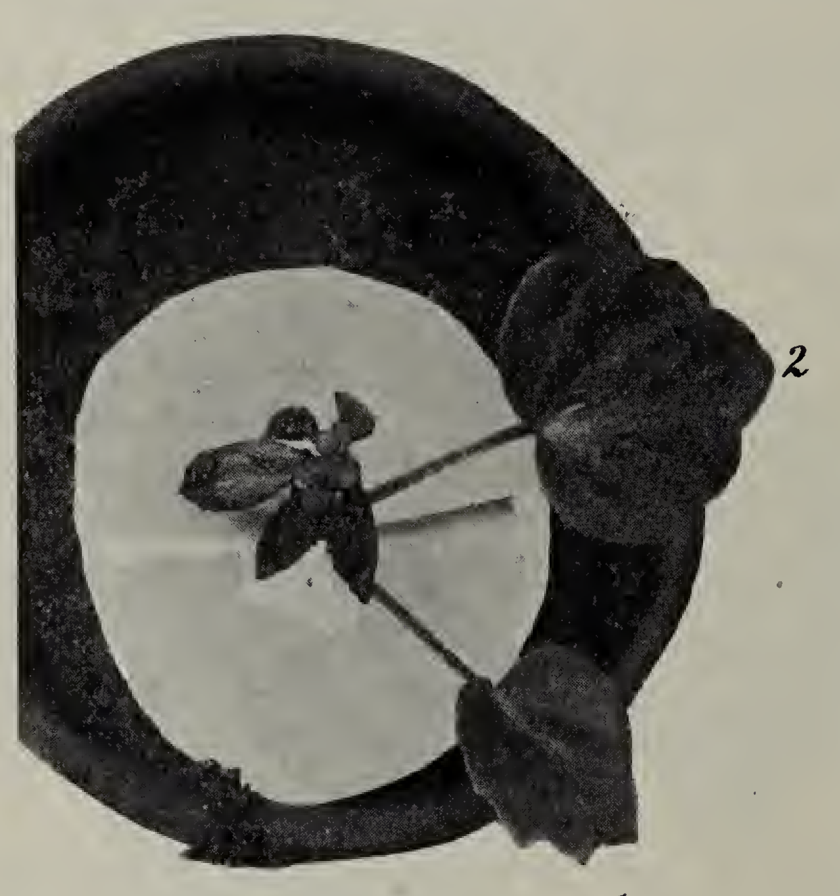


Fig. 53. Begonia carolineaefolia. In der Mitte junger Blattsteckling mit Blattregeneration auf der Oberfläche der Teilblättchen. Die an der Basis des Stecklings entstandenen Blätter *1*, *2* traten erst nachher auf. $^3/_4$ nat. Gr.

Man könnte aber auch sagen, daß die Disposition der Pflanze zu regenerieren auf dem Fiederblättchen anfänglich eine größere, bessere gewesen sei, als an der Basis des Blattstieles, daß es aber in der Folge schwierig gewesen wäre, fünf bis sechs neu entstandene Vegetationspunkte durch den einen Blattstiel des Mutterblattes zu versorgen, und

daß demzufolge ein neuer Vegetationspunkt am normalen Orte entstanden war, wo die Ausbildung und Weiterentwicklung desselben eine viel günstigere ist. Fig. 53 zeigt eine solche Pflanze nach einer Aufnahme vom 22. September. Das Mutterblatt mit den regenerierten Blättchen auf den Teilblättern ging im November zugrunde.

Die Kultur der Primärblattstecklinge erfolgte bis zum Erscheinen ihrer Regenerate unter der geschlossenen Glasglocke, hernach unter der gehobenen Glasglocke bis zu dem Zeitpunkte, da die neuen Primärblätter ca. 2 cm Spreitenlänge hatten, sodann ohne Glocke.

5. Polarität der Internodien.

Mit der polaren Anordnung der Regenerate an vegetationspunktlosen Internodien hatte sich zuerst Vöchting[14]) beschäftigt.

Er hängte solche Internodien von Salix und Heterocentron diversifolium in einen feuchten Glashafen auf und fand, daß dieselben an der Basis Wurzeln, aber niemals Sproße, weder an der Spitze noch an der Basis regenerierten. Bei Begonia discolor entstanden umgekehrt Sprosse am apikalen Ende, aber niemals Wurzeln. Einzelne Internodien hatten Sprosse in von der Spitze herablaufender Reihe bis gegen die Mitte. Sehr häufig gingen die Internodien an der Spitze in Fäulnis über; dann aber traten Sprosse an der Basis, meist etwas entfernt von der Schnittfläche auf, zu einem Zeitpunkte, da die Fäulnis bis auf wenige Zentimeter von der basalen Schnittfläche entfernt war.

Aus diesen Versuchsergebnissen schließt Vöchting, daß ebenso wie bei den mit Vegetationspunkten (Achselknospenanlagen, Wurzelanlagen) versehenen Sproßstecklingen auch am vegetationspunktlosen Internodium der Gegensatz zwischen Spitze und Basis bestehe. „An der Richtigkeit dieser Anschauung ist wohl nicht zu zweifeln; ich bin überzeugt, daß die glücklichere Wahl geeigneterer Objekte ein stets positiv bestätigendes Resultat ergeben wird.“

Nun scheinen mir aber die angeführten Versuche nicht genug beweiskräftig zu sein. Denn bei Salix und Heterocentron entstehen nur Wurzeln und zwar an der Basis. Es wäre aber die Ansicht nicht zurückzuweisen, daß, falls diese Internodien die Fähigkeit hätten Sprosse zu produzieren, diese ebenfalls an der Basis entstünden. Ebenso zeigt das von oben faulende Begonia-Internodium, bei dem die Sprosse an der Basis zu einer Zeit entstehen, wo die Fäulnis noch mehrere Zentimeter von der Basis entfernt ist, daß auch hier der Versuch nicht eindeutige Antwort gibt. Vöchting weist zwar den Gedanken zurück, daß die Entstehung der Sprosse in letzterem Falle eine will-

kürliche, der Polarität nicht entsprechende sei, und meint, daß durch das Faulen die Spitze nur immer tiefer nach abwärts verlegt werde.

Im Gegensatz zu diesem Versuchen fand Wakker[15]), daß die Internodien von Begonia discolor am basalen Ende Adventivknospen erzeugen.

Goebel[16]) ist in Hinsicht des letzteren Resultates der Ansicht, daß, da Begonia discolor eine Knollenbegonia ist, zur Zeit der Regeneration ein besonders lebhaftes Strömen von Assimilaten nach der Knolle stattgefunden hat und daher die Ansammlung von Baustoffen am basalen Ende resultiere.

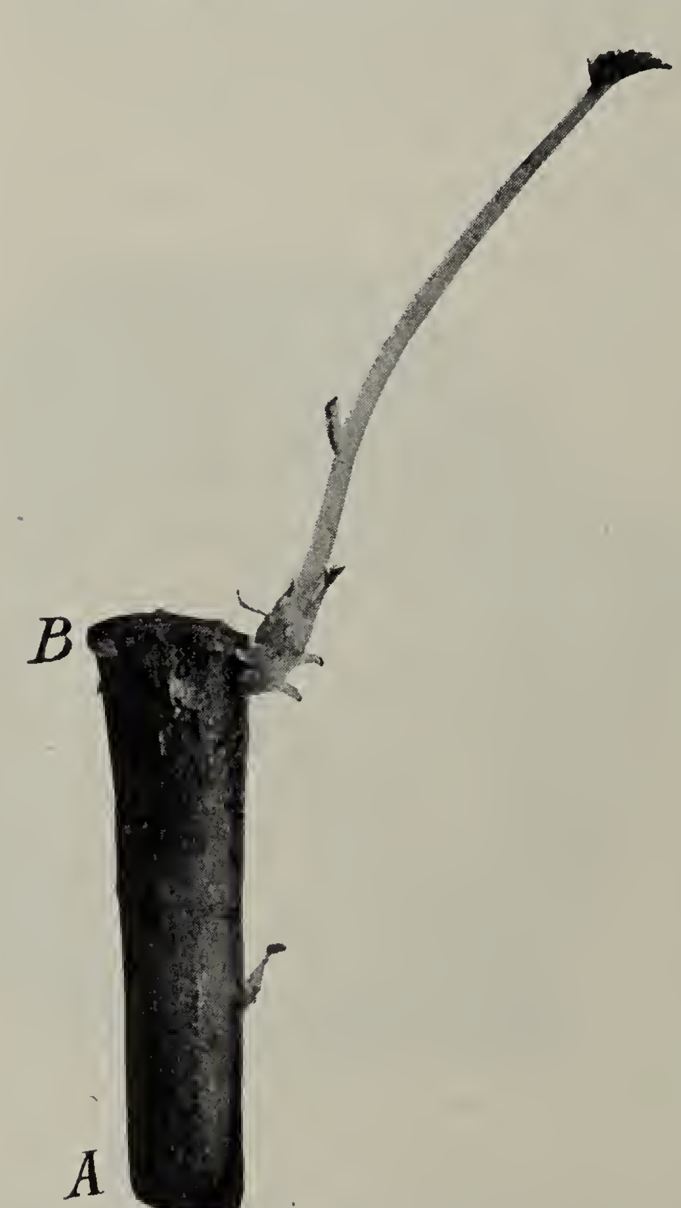


Fig. 54. Begonia discolor. Internodialstück mit Sproßregeneraten aus der Epidermis. *A* Apikaler, *B* basaler Pol. Nat. Gr.

Auch Winkler[17]) zeigte, daß internodiale Stücke von Passiflora coerulea Sprosse an der basalen Callusanschwellung bilden, also nicht polar regenerieren.

Bei Internodien von Peperomia rubella beobachtete er Wurzelbildung aus der basalen, Sproßbildung aus der apikalen Schnittfläche. Und zwar entstehen die Sprosse derart, „daß jedes der bei den Peperomien bekanntlich über den ganzen Stengelquerschnitt verteilten Gefäßbündel einen Sproß bildete".

Es ist dies scheinbar der einzig bekannte Fall, das Sproßinternodien in streng polarer Weise Sprosse und Wurzeln regenerierten.

Bei meinen Versuchen, die hauptsächlich an Indernodien verschiedener Begoniaceen ausgeführt wurden, zeigte sich immer ein von der Polarität mehr oder weniger abweichendes Verhalten.

Begonia discolor.

A. Von sechs im feuchten Glashafen aufgehängten Internodien (drei aufrecht, drei verkehrt) regenerierten drei.

Nr. 1 (aufrecht hängend) erzeugte an der Basis einen Sproß, nach dem es von der Spitze her, wie bei Vöchting's Versuchen, in Fäulnis übergegangen war.

Nr. 3 bildete einen Sproß in der Mitte, ohne zu faulen.

Nr. 4 (verkehrt hängend) (Fig. 54) regenerierte oben, am basalen Ende acht Sprosse, von denen einer im Wachstum schon sehr vorgeschritten war; ein Sproß erschien aber auch auf der unteren Hälfte, gegen den apikalen Pol zu und zwar zu einem späteren Zeitpunkte, als der eben genannte am basalen Ende.

B. Von sechs mit der Basis in feuchten Sand gesteckten Internodien regenerierte eines einen Sproß in der Mitte des Internodiums. Wurzeln wurden in beiden Versuchsreihen nicht gebildet.

Die Anordnung der Sproßregenerate deckt sich also in den untersuchten Fällen zum Teil mit den Resultaten Wakkers, zum Teile tritt aber als neu in Erscheinung, daß Sprosse auch in der Mitte des Internodiums auftreten können.

Begonia Rex.

Die normalen Pflanzen dieser Begonie haben ganz kurze Internodium, da die Blätter und Blattnarben eng gedrängt aneinander sitzen. Es ist daher nicht möglich, ein für den Versuch brauchbares Internodien herauszuschneiden.

Mitte Dezember fiel mir aber in einem Glashause des botanischen Gartens eine Pflanze auf, welche, nachdem sie längere Zeit in der eben beschriebenen Weise gewachsen war, plötzlich ein Internodien von 1 dm Länge ausgebildet hatte. Dieses wurde herausgeschnitten und aufrecht in dem feuchten Glashafen gehängt. Nach einem Monat waren aus den Lentizellen der Basis zahlreiche Wurzeln und außerdem, ebenfalls an der Basis, vier Sprosse entstanden (Fig. 55).

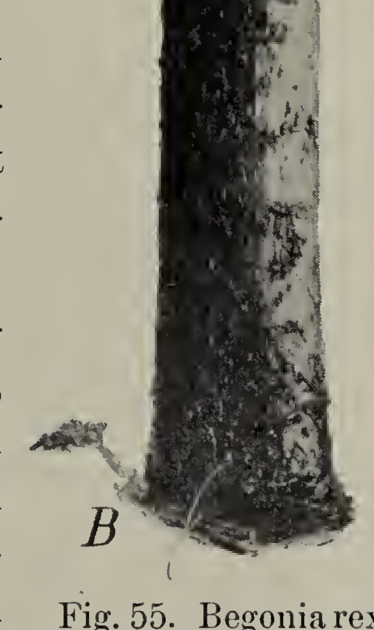


Fig. 55. Begonia rex. Internodialstück mit Sproß und Wurzelregeneraten. *A* apikaler, *B* basaler Pol. $^3/_4$ nat. Gr.

Es war also auch hier die Polarität der Sprosse abnormal, und zwar bei gleichzeitigem Auftreten von Wurzeln am normalen Entstehungsort.

Begonia Credneri.

Internodiale Stücke derselben regenerierten nur Wurzeln an der Basis.

Gar keine Regeneration erfolgte bei Internodien von Begonia Duchartri, — hybrida Präsident Carnot, — semperflorens, — scabrida und bei mehreren Hybriden von Knollenbegonien, während die Blatt- und Sproßstecklinge dieser Pflanzen in normaler Weise regenerierten.

Wohl aber reagierten von Knollenbegonien (Gartenhybriden) Knollenteilstücke. Der Versuchsknolle war zuerst durch einen Schnitt senkrecht zur Längsachse der Scheitelteil entfernt, sodann der restierende Teil durch einen Schnitt parallel zur Längsachse in zwei Teile

geteilt worden. Diese vegetationspunktlosen Teilstücke regenerierten entweder nur Sprosse und zwar nahe der Mitte der mit der Längsachse parallel laufenden Schnittfläche, oder nur Wurzeln aus der Epidermis ohne polare Anlage.

Lycium halimifolium.

Von 12 Internodien, 2—3 cm lang, bildeten 10 Wurzeln, alle am apikalen Ende. Dieses Resultat ist hier aber nicht maßgebend, da sich bei Lycium halimifolium, wie schon früher angeführt, in der Rinde Wurzelanlagen befinden, die äußerlich nicht immer zu erkennen sind.

Oxalis Acetosella.

Es entstanden nur Wurzeln ganz ohne Regel, bald am apikalen, bald am basalen Ende, oder in der Mitte.

Farne.

Die schon früher besprochenen Internodien von Cystopteris und Phegopteris regenerierten nur Sprosse, ebenfalls ganz unregelmäßig in der Anordnung.

Es läßt sich nun nach den angeführten Versuchsergebnissen der Eindruck nicht von der Hand weisen, daß hinsichtlich der Anordnung speziell der Sproßregenerate eine gewisse Willkür oder Zufälligkeit bestimmend sei.

Versucht man den Ursachen dieser Erscheinung näher zu treten, so muß man zuerst die Verhältnisse an der unverletzten Pflanze ins Auge fassen. In derselben herrscht ein Strömen von Baustoffen in verschiedenen Richtungen: Von den Wurzeln steigt das Wasser mit den anorganischen Elementen zu den Sproßvegetationspunkten und den Blättern; von den Blättern und den assimilierenden Sproßteilen geht einerseits zu den Sproßvegetationspunkten, andererseits zur Wurzel und den Reservestoffbehältern ein Strom von organischen Baustoffen. Derselbe Strom von organischen Baustoffen zieht andererseits zur Zeit der Entwicklung der Pflanze aus den unterirdischen Reservestoffbehältern gleichzeitig mit den anorganischen Baustoffen zu den Sproßvegetationspunkten.

Sachs und Goebel vertreten die Ansicht, daß zur Sproßbildung anderes Baumaterial nötig sei als zur Wurzelbildung, und speziell Goebel zeigte in verschiedener Weise, daß die Vegetationspunkte und deren embryonales Gewebe als Anziehungszentren der verschiedenen Baumaterialien fungieren.

Schneidet man nun von einer Pflanze einen Sproßteil, jedoch mit latenten Sproß- oder Wurzelanlagen versehen, heraus, so werden die latenten Anlagen aktiv und es sind hinsichtlich der nun auftretenden Polarität dieselben Verhältnisse gegeben wie an der unverletzten Pflanze,

da ja wiederum die neuen Vegetationspunkte als Anziehungszentren wirken und die polare Anordnung der Adventivorgane verursachen.

Ganz anders sind jedoch die Verhältnisse an vegetationspunktlosen Internodien. Welche Einflüsse durch das Herausschneiden in dem außerordentlich komplizierten Nährstoffströmen stattfinden, weiß man nicht. Embryonale Substanz ist anfänglich nur im Cambium vorhanden, später in den an der Schnittfläche auftretenden Kallus oder Wundkorkbildungen. Da eben an diesen Schnittflächen ein lebhaftes Wachstum stattfindet, ist es erklärlich, daß sie wiederum als Anziehungspunkte für die Nahrungsstoffe fungieren, daß sich in der Nähe derselben Material ansammelt, welches dann zum Ausgangspunkte von Neubildungen dient. Ist jedoch die Wachstumstätigkeit an den Schnittflächen eine geringe, so daß sich in der Nähe derselben kein besonders geeigneter Ort für Neubildungen bietet, so sucht die embryonale Substanz, das Cambium, sich einen anderen Weg und einen anderen Ort für die Neubildung. Dieser bietet sich nun zufällig, je nach dem sich für die Überführung der Dauerzellen in das embryonale Stadium nach den individuellen Verhältnissen des Internodiums die Möglichkeit hierzu ergibt. Diese Anschauung würde das Auftreten eines Sprosses in der Mitte eines Internodiums verständlich machen.

Ähnliche Verhältnisse nimmt Goebel [18]) bei den vegetationspunktlosen Wurzelstücken von Ophioglossum an, bei denen Knospen ohne polare Verteilung entstehen.

Wir sehen also als Resultat dieser Untersuchungen, daß an Internodien die Sproßregenerate an beliebigem Orte auftreten, daß Wurzeln, wenn sie überhaupt erzeugt werden, zumeist polar angeordnet sind.

Da die Regeneration an Internodien bis nun nur wenig studiert wurde, käme es in Zukunft darauf an, die Gründe dieser Abweichungen von dem normalen Verhalten zu erkennen, die Anordnung der Regenerate eventuell experimentell zu beeinflussen, um so vielleicht in das Wesen der Polarität einen besseren Einblick zu gewinnen, als es bis nun möglich war.

Einen ersten Beginn in dieser Richtung soll nachfolgende Versuchsreihe bieten.

6. Regeneration und Polarität an Internodien, die durch Einschnitte an der Sproßachse isoliert wurden.

An 12 kräftig entwickelten Pflanzen von Begonia discolor, welche am untersten Internodium einen Sproßdurchmesser von 6—8 mm hatten und noch nicht im Stadium der Blütenbildung waren, wurden am 26. Mai an diesen Internodien durch zwei in entgegengesetzter

Richtung geführte Schnitte Teilstücke isoliert. Hierbei wurden die Schnitte so tief geführt, als es nur möglich war, ohne eine gänzliche Trennung herbeizuführen. Die Schnittflächen wurden zur Desinfizierung mit Holzkohlenstaub bestreut, zwischen dieselben Deckgläschen eingeschoben, um das Verwachsen hintanzuhalten.

Der ganze Sproß wurde auf diese Weise in drei Teile zerlegt; ich nenne sie Gipfel-, Mittel- (Internodium)- und Wurzelteil (Fig. 56).

Der Versuch sollte in erster Linie dartun, inwieweit an den so isolierten Internodialstücken Regenerate auftreten, ob in ihrer Anordnung eine Gesetzmäßigkeit zum Ausdrucke kommt, ferner ob sich infolge der Störung der Leitungsbahnen ein Einblick in die Stoffleitung ermöglichen ließe.



Fig. 56. Begonia discolor. Isolierung eines internodialen Teilstückes. *G* Gipfel, *M* Mittel-(Internodium), *W* Wurzelteil. $^1/_5$ nat. Gr.

Nach dem die operierten Pflanzen durch einige Tage in einem Glaskasten vor allzu großen Transpirationsverlusten geschützt worden waren, und sie sich soweit erholt hatten, daß die schlaffen Blätter wieder turgescent waren, kamen sie in das Gewächshaus, wo sie unter den für Begonia discolor normalen Kulturbedingungen gehalten wurden.

Schon 14 Tage nach der Operation waren bei drei Pflanzen an der Basis des Gipfelteils aus Lentizellen Wurzeln hervorgetreten und in den ersten Julitagen zeigten sich auch am Mittel- und Wurzelteil verschiedener Pflanzen Regenerate. Da jedoch die Wurzeln, bevor sie noch ganz ausgewachsen waren, infolge zu geringer Luftfeuchtigkeit eintrockneten, wurde der Stamm in der Gegend der Schnittstellen mit feuchtem Sphagnum umwickelt und die Pflanzen in dieser feuchten Hülle durch eine Woche belassen.

Am 14. Juli zeigten nach Entfernung der Sphagnumhüllen eine Anzahl von Pflanzen folgende Bilder (Fig. 57—59).

Der Gipfelteil hatte sowohl auf der Seite, auf welcher der Schnitt geführt wurde, als auch auf der entgegengesetzten Seite aus Lentizellen Wurzeln regeneriert.

Am Wurzelteile zeigten sich auf der Schnittseite nahe dem Schnittrande und auch etwas tiefer aus der Epidermis hervorgetretene Sprosse.

Diese beiden Teile wiesen also die normale polare Verteilung der Regenerate auf.

Bevor ich die Regenerate des Mittelteiles bespreche, muß bemerkt werden, daß derselbe eine dem Gipfel- und eine dem Wurzelteil verbundene Seite hat; ich nenne sie der Kürze halber die Gipfel- und die Wurzelteilseite.

Am Mittelteile waren nun Wurzeln auf der Gipfelteilseite (aus der Epidermis und aus der Schnittfläche) und Sprosse auf der Wurzelteilseite aufgetreten. Letztere hatten ihren Ursprung in der Epidermis oder in dem Calluswulst des Schnittrandes.



Fig 57. Begonia discolor. *W* Wurzeln am Gipfelteil, *S* Sprosse am Wurzelteil, *Wm* Wurzeln auf Gipfelteilseite, *Sm* Sprosse auf der Wurzelteilseite des Internodialstückes. Nat. Gr.

Es hatte also eine Beeinflussung des Mittelteils (Internodiums) in der Weise stattgefunden, daß der wurzelbildende Gipfelteil im Mittelteil eine Wurzelsphäre und umgekehrt der Wurzelteil eine Sproßsphäre erzeugte. Die Polarität war demnach aus der Vertikalen in die Horizontale verschoben worden, so daß auf der einen Seite des Mittelteils Wurzeln, auf der andern Sprosse entstanden waren.

Gegenüber den Regeneraten an den vegetationspunktlosen Internodien von Begonia discolor der früheren Versuchsreihe wird hier besonders auffällig die Beeinflussung von seiten der Vegetationspunkte. Der Wurzelteil regeneriert streng polar die Sprosse an der Spitze,

der Gipfelteil desgleichen Wurzeln an der Basis. Ebenso fällt die Wurzelbildung am Mittelteil auf, während in allen früheren Versuchen die Internodialstücke von Begonia discolor niemals Wurzeln produzierten, sei es, daß sie im feuchten Raume oder in Erde kultiviert wurden.

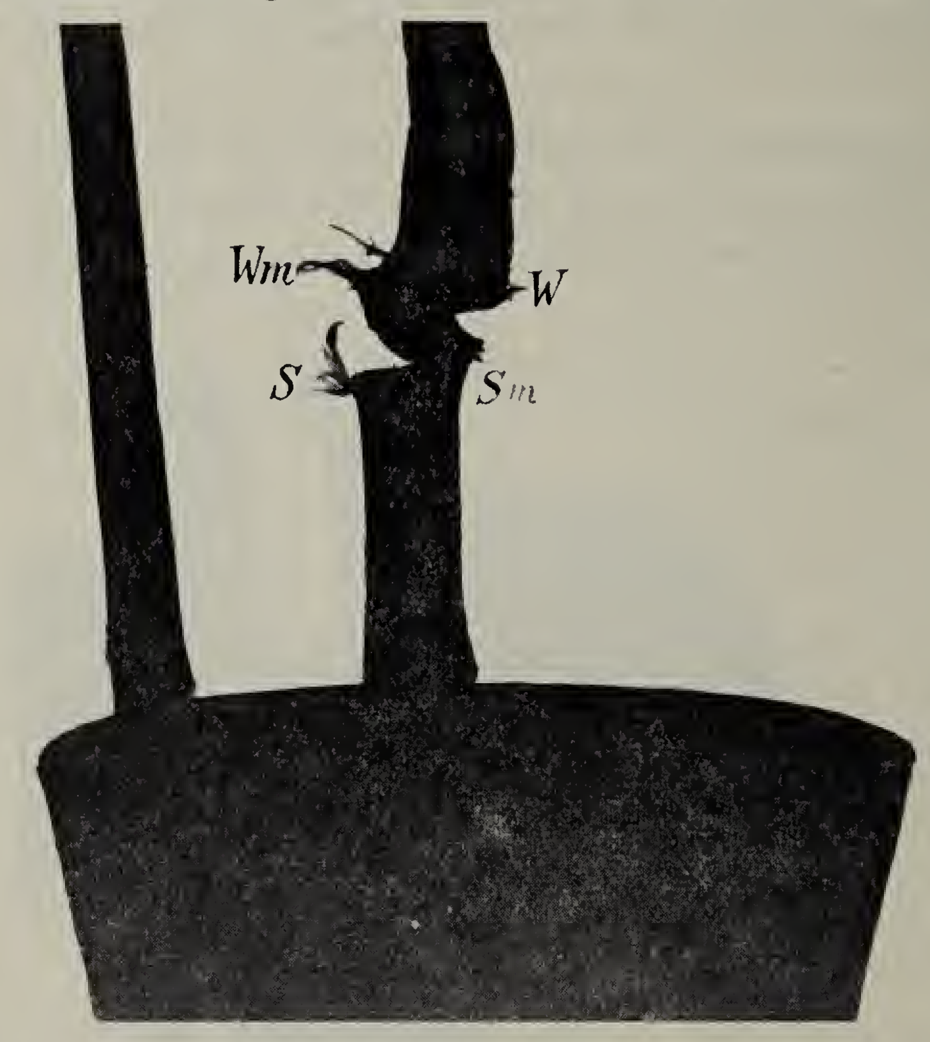


Fig. 58. Begonia discolar. *W* Wurzeln am Gipfelteil, *S* Sprosse am Wurzelteil, *Wm* Wurzeln auf der Gipfelteilseite, *Sm* Sprosse auf der Wurzelteilseite des Internodialstückes. Nat. Gr.

Herr Geheimrat v. Goebel hatte die Liebenswürdigkeit, einen noch nicht veröffentlichten Versuch, dessen Resultat mit der eben gezeigten Wurzelbildung des Ober- und Mittelteiles in Parallele gebracht werden kann, mir zur Verfügung zu stellen.



Fig. 59. Begonia discolor. *W* Wurzeln am Gipfelteil, *Wm* Wurzeln auf der Gipfelteilseite, *Sm* Sprosse auf der Wurzelteilseite des Internodialstückes. Nat. Gr.

Internodien von Sambucus nigra, welchen am apikalen Ende ein Blatt belassen worden war, wurden in der Mitte eingeschnitten, teils auf der Seite unterhalb des Blattes, teils auf der entgegengesetzten Seite. Diese in Erde gesteckten Internodien regenerierten Wurzeln in der Nähe der Schnittstelle und zwar immer auf der dem Schnitte abgekehrten Seite, also dort, wo die Leitungsbahnen mit dem Blatte nicht unterbrochen worden waren.

Es trat also auch in diesem Versuche eine Abhängigkeit zwischen Wurzelbildung und assimilierender Blattfläche auf.

Es zeigte sich ferner bei den Versuchspflanzen von Begonia discolor, daß der Mittelteil seine basale Schnittfläche außerordentlich verbreitert hatte; an derselben war reichlich Kallusbildung aufgetreten und die Schnittränder wulstartig aufgedreht. Der Flächeninhalt der basalen Schnittfläche des Mittelteils war bei einer Pflanze fast doppelt so groß geworden als die apikale Schnittfläche des Wurzelteils.

Ebenso war die Callusbildung an der basalen Schnittfläche des Gipfelteiles eine reichliche, wenn auch nicht in dem Maße wie beim Mittelteile.

Demgegenüber ist auffällig, daß die apikalen Schnittflächen des Wurzel- und Mittelteiles an Flächenausdehnung und an Callusbildung gegenüber den vorgenannten basalen Flächen weit zurückstanden. Es fand also eine starke Bevorzugung des Wachstums der basalen Schnittflächen statt.

Die eben geschilderte Anordnung der Regenerate war bei allen Pflanzen durchwegs dieselbe; nur trat sie nicht an jedem Exemplar in

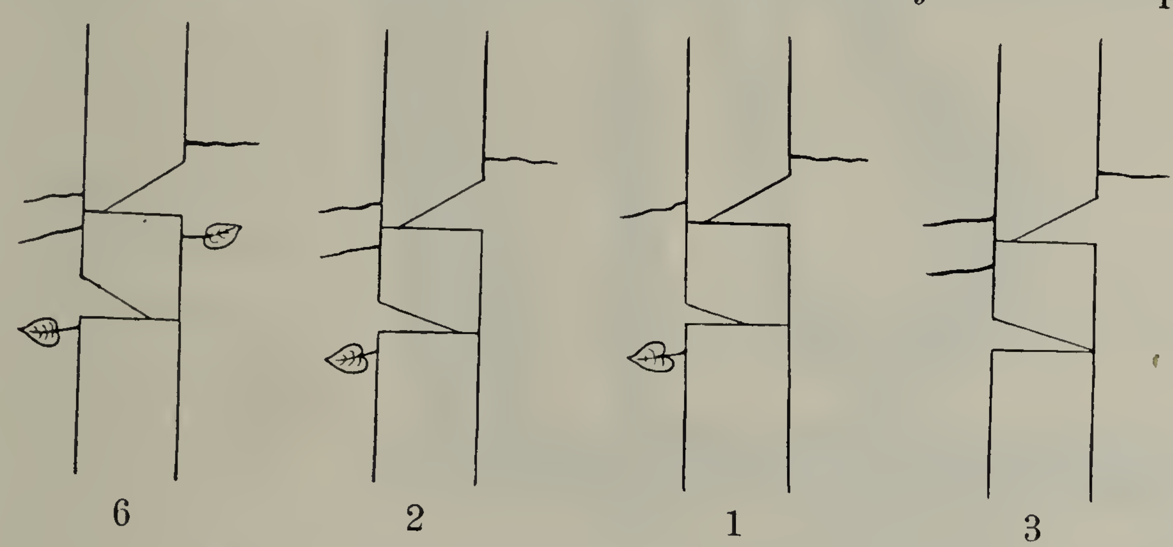


Fig. 60. Begonia discolor. Erklärung im Text.

der genannten Vollständigkeit auf. Es konnte an einem oder anderen Teile die Ausbildung der Wurzeln oder Sprosse unterbleiben, wahrscheinlich je nach der individuellen Disposition der einzelnen Pflanzen.

Nachstehende schematische Aufzeichnungen (Fig. 60) zeigen, daß sechs Pflanzen an allen drei Teilstücken, in der zuerst geschilderten Weise,

zwei Pflanzen am Mittelteil keinen Sproß,
eine Pflanze „ „ keine Wurzel und keinen Sproß,
drei Pflanzen „ „ und am Wurzelteil keinen Sproß

regenerierten.

Es war ferner bis Ende Juli in der bis nun geschilderten Anordnung der Regenerate bei den 12 Pflanzen keine Ausnahme gemacht worden. Erst bei einer Untersuchung am 17. August wurde bei einer

Pflanze eine Sproßbildung auf der Gipfelseite des Mittelteils bemerkt, an einer Seite, wo also Wurzeln hätten auftreten sollen (Fig. 61). Doch zeigt die Stellung des Mittelteils, daß dessen basale Schnittfläche, wie auch die nachfolgende anatomische Untersuchung erwies, zu diesem Zeitpunkte schon in die Sphäre des Wurzelteils einbezogen worden war, daß auch durch die reichliche Holz- und Callusbildung die anfänglichen Verhältnisse verwischt worden waren.

Schon Ende Juli begannen die Pflanzen Blütenknospen anzusetzen und Mitte August befanden sich alle im blühbaren Zustande. Da die Knollenbegonien jedoch bald nach der Blütenbildung einziehen, wurden, um das vegetative Wachstum möglichst lange hinauszuschieben, die Blütenknospen immer wieder abgeschnitten.



Fig. 61. Begonia discolor. S Sproßregenerat am Wurzelteil, an dessen Basis sich eine Internodiumsknolle entwickelt; S_1 spät aufgetretenes Sproßregenerat an der Gipfelteilseite des Mittelteils. $^3/_4$ nat. Gr.

Begonia discolor hat nun die Eigenschaft, daß sie im Herbste nach der Blütenbildung außer der unterirdischen Internodialknollen auch oberirdisch, in den Blattachseln, Sproßknöllchen ausbildet.

Die operierten Pflanzen traten demnach in der zweiten Hälfte des September in dieses Stadium, indem in allen Blattachseln Knospen auftraten, von rosafarbigen Deckblättchen eingehüllt, ähnlich den Blütenknospen.

Eine eigentümliche Erscheinung zeigten die vom Wurzel- und Mittelteil regenerierten Sprosse, indem sie nicht nur Knöllchen in den Blattachseln anlegten, sondern auch das mit der Mutterachse in Verbindung stehende basale Internodium in eine Knolle umwandelten. Dieselbe war im Gegensatze zu den grünen Sproßachsen hellweiß und auf dem ganzen Umfange voll von Wurzelanlagen, die dem Gebilde das Aussehen einer stumpfstacheligen Kugel gaben (Fig. 61, 62, 62 *a*, 63).

Es zeigt hier also der regenerierte Sproß eine Abweichung in der Art der Ablagerung der Reservestoffe von den normalen Seitenzweigen der Hauptachse, welche ja nur Achselknöllchen erzeugten. Der regenerierte Sproß weist das Verhalten des Hauptsprosses auf, der eben Achselknöllchen und eine basale Internodiumsknolle in der Erde ausbildete.



Fig. 62. Begonia discolor. S Sproßregenerat mit basaler Internodiumsknolle K, S_1 späte Sproßregenerate am Mittelteil. Nat. Gr.

Fragt man nach dem Grunde dieser außergewöhnlichen Ausbildung einer Internodiumsknolle an der Basis eines Seitensprosses, so drängt sich der Gedanke auf, daß für den von den Blättern des regenerierten Sprosses nach abwärts gerichteten Strom der Assimilate an der Übergangsstelle in dem Muttersproß ein Hindernis vorhanden gewesen sein muß, welches das Abströmen derselben zur Erdknolle verhindert und die Ansammlung derselben in der Nähe des Hindernisses in einer Luftknolle verursacht hatte.



Fig. 62 *a*. Begonia discolor. Dieselbe Pflanze wie vorher mit Sproßknöllchen K_1 und K_2. Nat. Gr.

Die anatomische Untersuchung dieser Stelle ergab nun tatsächlich abnormale Verhältnisse. Schon äußerlich fällt auf, daß der regenerierte Sproß mit verhältnismäßig dünner Basis an dem Muttersprosse ansitzt. Dieses dünne, zwischen Knolle und Sproßachse des Muttersprosses befindliche Gewebestück zeigt auf dem Längsschnitte (Fig. 64), daß der größte Teil des zentralen Gewebes durch ein sehr stark entwickeltes Wundholzknäuel eingenommen wird, dessen Ausbildung in diesen Maße

sowohl der Wasserleitung, als auch der Befestigung des abnormal ansitzenden Sprosses gedient haben mag. Dem gegenüber konnte die Ausbildung von Siebröhren in diesem Falle entweder garnicht oder nur in ganz spärlicher Zahl konstatiert werden. Auch das dieses Holzgewebe umgebende Parenchym ist abnormal weitlumig und hat stark verdickte Zellwände. Andererseits zeigt der Sproß apikalwärts der Knolle ein ganz normal ausgebildetes Leitbündelsystem.

Da Czapek[19]) durch seine Versuche an Vitisblättern nachweisen konnte, daß der Massentransport der Assimilate nicht in den Parenchymzellen, sondern in den Siebröhren stattfindet, eventuell auch noch in den dieselben umgebenden Leitscheiden, wie Schimper[20]) glaubte, so wäre das Fehlen dieser Leitungsgewebe in dem vorliegenden Falle ein neuer Beweis für die Ansicht Czapek's. Aus den Fig. 62 u. 62*a* ist ferner zu ersehen, daß auf der Wurzelteilseite des Mittelteils ziemlich spät noch Sproßregenerate auftraten, die dann ohne weitere Längenentwicklung bald in Sproßknöllchen übergingen, ähnlich und gleichzeitig mit den übrigen Achselknöllchen der Pflanze. Da diese Sproßknöllchen des Mittelteiles ihre Assimilate nur von dem Chlorophyllapparat des Muttersprosses bekommen konnten, so ist ersichtlich, daß an den Schnittstellen die Verhältnisse für die Stoffleitung eine ausreichende war.



Fig. 63. Begonia discolor. *S* Sproßregenerate am Wurzel- und Mittelteil mit basalen Knöllchen, S_1 spätes Sproßregenerat, *K* Sproßknöllchen.

Die anatomische Untersuchung der Schnittstellen des Hauptsprosses zeigte eine außergewöhnlich reiche Holzentwicklung an den basalen Schnittflächen des Gipfel- und Mittelteiles; dieselben waren auf ihrer ganzen Fläche mit Holzparenchym bekleidet.

Es führte demnach die Wasserleitung vom Wurzelteil über das die Verbindung herstellende Rindenstück zum Mittelteil, in diesem entlang der basalen Holzfläche zum Rindenverbindungsstücke mit dem Gipfelteil und entlang der basalen Holzfläche des letzteren weiter nach aufwärts.

Die Wiederherstellung der gestörten Leitungsbahnen an den operierten Pflanzen erfolgte schon sehr bald; denn die nach der Verwundung schlaff herabhängenden Blätter wurden schon nach 4—5 Tagen wieder turgeszent.

Anfang Juli wurde auch der Versuch gemacht 1. ein längeres Internodialstück, 2. einen Knoten durch zwei Schnitte zu isolieren. Für jeden Fall wurden drei Pflanzen verwendet. Die Operation gelang, wie die Fig. 65 u. 66 zeigen, doch trat bis zum Ende der Vegetationsperiode keinerlei Regeneration auf, wahrscheinlich wohl deshalb, weil der Versuch zu einer Zeit ausgeführt worden war, da das Wachstum der Pflanzen schon zu weit vorgeschritten war. Die früheren Versuche waren um mehr als einen Monat vorher angestellt worden.

Zur selben Zeit wurde der Schnittversuch auch an drei Pflanzen von Begonia semperflorens ausgeführt. Zwei derselben hatten Mitte August am Mittelteil auf der Oberteilseite Wurzeln getrieben, doch blieb eine weitere Regeneration aus.

Derselbe Versuch wurde Mitte Juli auch an sieben Pflanzen von Gesnera graciosa angestellt. Sie befanden sich noch im vegetativen Stadium, Blütenknospen waren noch nicht angelegt.



Fig. 64. Begonia discolor. Längsschnitt durch die basale Knolle eines regenerierten Sprosses. *S* Sproßachse, *K* Knolle, *W* Wundholzknäuel im Verbindungsstücke zwischen Regenerat und Muttersproßachse. 5 mal vergr.

Diese Pflanzen erholten sich nur sehr langsam und zeigten sich auch nicht so reaktionsfähig wie Begonia discolor. Doch hatten sie einen Monat nach der Operation (Mitte August) ihre Achselknospen ausgetrieben und Blütenstände angelegt und Ende Oktober zeigten die sechs Pflanzen (eine war zugrunde gegangen) folgende Erscheinungen:

Vor allem fiel eine lebhafte Callusbildung auf, die sich an den Schnitträndern geschwulstartig vorwölbte (Fig. 67). Dieser Callus war bei den einzelnen Exemplaren verschieden angeordnet. Er beginnt öfters in den Ecken, wo die zwei Schnittflächen aneinander stoßen, verläuft dann entlang der beiden Schnittränder (Fig. 68, *II—VI*), verlängert sich nach abwärts parallel zur Längsachse des Sprosses, (Fig. 68, *I*, *III*), kann auch entlang derselben eine Verbindung vom Gipfelteil zum Wurzelteil herstellen (Fig. 68 *III—VI*). Fig. 68, *I* zeigt aber auch, daß eine Callusgeschwulst entfernt von der Ver-

wundungsstelle, warzenartig, direkt aus der Epidermis des Mittelteils heraus entstehen kann.

Sprosse waren regeneriert worden in zwei Fällen an der Basis des Gipfelteils (Fig. 68, *III, VI)*, einmal an der Basis des Mittelteils (Fig. 68, *V)*; Wurzeln am Wurzelteil in zwei Fällen (Fig. 68, *III, VI)*. In der Anordnung war demnach eine polare Verteilung nicht erfolgt. Der Verlauf des Callus ruft den Eindruck hervor, als ob derselbe eine zweite Stoffleitung vom Oberteil über den Mittelteil zum Wurzelteile bewirken würde als Ergänzung der mangelhaften inneren Leitung, zumal im Innern dieser Callusstränge auch Wundholz ausgebildet worden war.



Fig. 65. Begonia discolor. Isolierung eines längeren Internodialstückes. $^1/_4$ nat. Gr.

7. Die Regeneration von Laubsprossen und Zwiebelknöllchen bei den Gesneraceen.

Verschiedene Gesneraceen sind hinsichtlich ihrer vegetativen Fortpflanzung dadurch bekannt, daß sie im Boden Seitensprosse bilden, welche aus einer kurzen Achse mit dichtgedrängten Blättern bestehen, die mit Reservestoffen angefüllt sind. Diese einem kleinen Tannenzapfen ähnlichen Gebilde nennt Goebel[21]) Zwiebelknöllchen, da sie, äußerlich einem Knöllchen gleichend, morphologisch an eine Zwiebel erinnern, nur daß bei denselben die Stauchung der Achse zum Zwiebelkuchen unterbleibt.

Diese Zwiebelknöllchen werden normal schon zur Zeit der Blütenbildung angelegt und bilden nach dem Einziehen der Pflanzen im Herbst das Vermehrungsorgan für die nächste Vegetationsperiode.

Als Versuchspflanzen dienten Achimenes Haageana, Achimenes hirsuta und Naegelia hybrida, Gartenbastarde, die im Münchener botanischen Garten in Kultur sind und auch im Samenkatalog von Haage und Schmidt in Erfurt angeführt werden.

Goebel hatte die genannten Pflanzen mehrfach zu Versuchen über Regeneration und Polarität benützt. Verschiedene bei denselben entstandene Fragen über die Bedingungen, unter denen Regenerate entstehen, speziell worauf die Verschiedenheit in der Bildung von Laubsprossen und Zwiebelknöllchen beruht, gaben den Anlaß zu nachfolgenden Versuchen.

Versuch 1.

Abhängigkeit der Regenerate von dem Ernährungszustande der Mutterpflanze.

(Achimenes hirsuta.)

Am 30. Juni wurden 10 Pflanzen von Achimenes hirsuta ihrer Sproßvegetationspunkte beraubt und bei voller Beleuchtung dem intensiven Lichtgenusse überlassen, ich nenne sie Lichtpflanzen. Hierbei sollte durch das Entfernen der Vegetationspunkte das Abfließen der Baustoffe von den Blättern zu denselben verhindert werden.



Fig. 66. Begonia discolor. Isolierung eines Knotens. $^1/_4$ nat. Gr.

Ebensoviele Pflanzen wurden ins Dunkle gestellt, ohne daß die Sproßvegetationspunkte entfernt wurden — Dunkelpflanzen.

Auf diese Weise wurde in den Blättern der Lichtpflanzen eine möglichst große Anhäufung der Assimilate erreicht, während bei den Dunkelpflanzen diese Ansammlung verhindert wurde. Nach 3 Tagen wurden von den so vorbehandelten Pflanzen annähernd gleichgroße Blätter in Sand gesteckt, der in der Folge zeitweise mit Nährlösung von der Crone behandelt wurde.

A. Von den Lichtpflanzenstecklingen wurden
1. zwei Kulturen mit je 10 Blättern ans volle Tageslicht,
2. „ „ „ „ 10 „ ins zerstreute Zimmerlicht;
B. von den Dunkelpflanzenstecklingen
3. zwei Kulturen mit je 10 Blättern in volles Tageslicht,
4. „ „ „ „ 10 „ ins Dunkle gestellt.

Am 24. Juli hatten regeneriert:

ad 1: Von den 20 am vollen Tageslicht befindlichen Lichtpflanzenstecklingen alle reichlich Wurzeln und 17 Blätter auch Sprosse, drei bis sechs an einem Stecklinge in der Länge bis 1 cm.

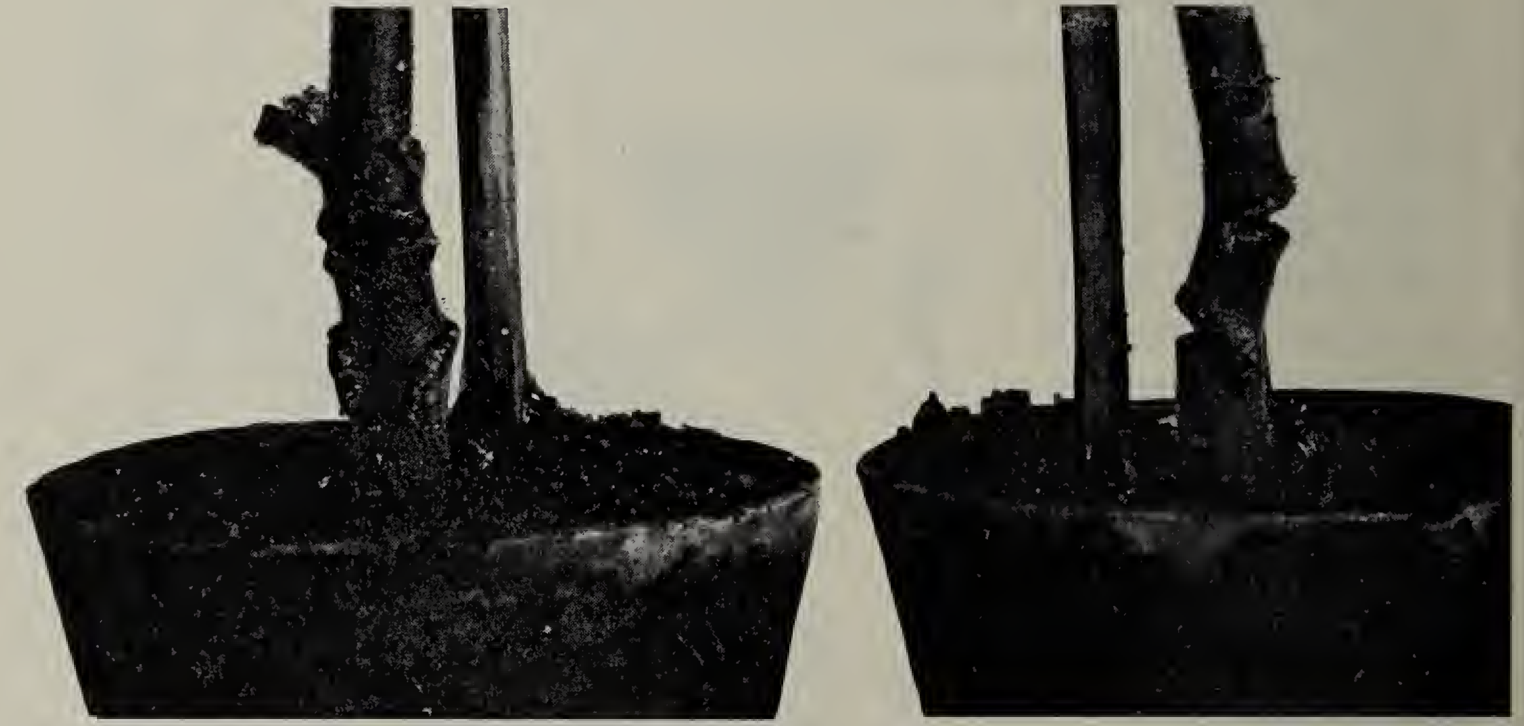


Fig. 67 *a*. Fig. 67 *b*.

Fig. 67 *a*. Gesnera graciosa. Die Schnittränder sind durch Callusgeschwülste vorgewölbt. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 67 *b*. Wie vorher.

ad 3: Von den 20 am vollen Licht befindlichen Dunkelpflanzenstecklingen alle durchwegs nur Wurzeln, aber auch deren Ausbildung war bedeutend geringer als im Falle vorher; Sproßanlagen waren noch nicht zu sehen.

ad 2: Von den Lichtpflanzenstecklingen im zerstreuten Zimmerlicht 19 Blätter Wurzeln, nur acht Blätter Sproßknospen, ein Blatt weder Wurzeln noch Sprosse.

ad 4: Die Dunkelpflanzenstecklinge im Dunkeln weder Wurzeln noch Sprosse. Doch waren sie noch am Leben.

Das Resultat des Versuches zeigt also, daß die Regenerate in quantitativer Beziehung abhängig sind von dem Ernährungszustande

der Stammpflanze, und zwar wohl in der Weise, daß die besser ernährten Stecklinge in erster Linie befähigt sind, eine größere Anzahl von Wurzeln zu produzieren, welche sodann die Möglichkeit bieten durch reichere Zufuhr von Wasser und Aschenbestandteilen zu rascherer Sproßbildung überzugehen.

Anfang Oktober waren von den ad 1 und 2 am vollen Tageslicht weiter kultivierten Lichtpflanzenstecklingen noch 30 vorhanden. Von denselben wiesen 25 Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, vier nur Zwiebelknöllchen auf (die Knöllchen befanden sich nur auf den Mutterblättern, nicht etwa auch an den regenerierten Sprossen). Ein Blatt dieser Versuchsreihe war ohne Regenerat geblieben; es hatte nur an der Schnittfläche eine sehr starke Kallusbildung. Von den ad 3 am Licht belassenen Dunkelpflanzenstecklingen besaßen (15 an Zahl) acht Exemplare Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, fünf nur Zwiebelknöllchen, zwei weder Laub- noch Zwiebelsprosse, sondern nur Wurzeln.

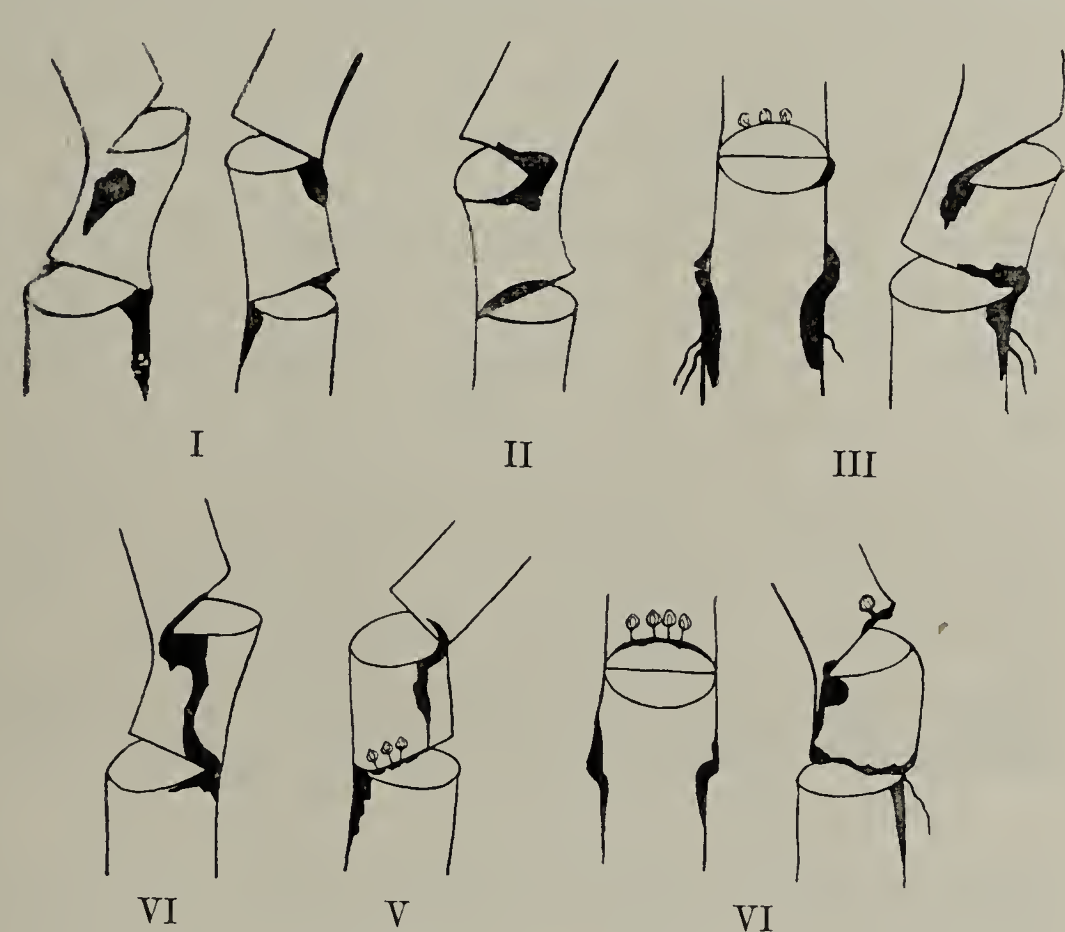


Fig. 68. Gesnera graciosa. Erklärung im Text.

Ein nennenswerter Unterschied in der Entwicklung der Regenerate war demnach nicht mehr vorhanden.

Die regenerierten Laubsprosse hatten eine Höhe bis zu 15 cm erreicht, waren aber nicht in Blütenbildung eingetreten.

Das Auftreten der Zwiebelknöllchen in dieser Zeitperiode (Herbst) entspricht den Versuchsresultaten Goebel's [22]).

Die ad 4 im Dunkeln belassenen Dunkelblattstecklinge waren alle zugrunde gegangen.

Versuch 2.

Knöllchenbildung an Sproßstecklingen.

(Achimenes hirsuta.)

Die Sproßregenerate des vorigen Versuches (Laubsprosse und Knöllchen) wurden nunmehr, Anfang Oktober, von ihren Mutterblättern abgetrennt und sowohl die Mutterblätter, als auch die abgetrennten Laubsprosse neuerdings gesteckt, mit Ausnahme von fünf Blättern, denen zur Kontrolle die Zwiebelknöllchen belassen wurden.

Schon am 15. Oktober hatte sich an fünf der neu gesteckten Sproßstecklinge an der Spitze ein grünes Zwiebelknöllchen, und an acht Stecklingen in den Blattachseln ebenfalls Zwiebelknöllchen gebildet, zu einer Zeit, da an der Basis der Stecklinge in der Erde höchstens drei bis vier ca. 1 cm lange Wurzeln entstanden waren.

Vor der Abtrennung der Sprosse von den Mutterblättern war das ganze System Mutterblatt + Laubsproß in normaler Knöllchenbildung gewesen, indem die von gemeinsamen Chlorophyllapparat erzeugten Assimilate zu der unterirdischen Reservestoffspeicherung verwendet wurden; der Strom der Assimilate bewegte sich also der Hauptsache nach zu den unterirdischen Sproßvegetationspunkten. Dadurch, daß nun die Sprosse abgetrennt worden waren, fehlten einerseits diese unterirdischen Anziehungspunkte der Assimilate, während andererseits die Bildung neuer Assimilate fortdauerte, die nun ihren neuen Anziehungs- und Ablagerungspunkt in den oberirdischen Vegetationspunkten, der Sproßspitze und den Achselknospen fanden.

Die geringe Entwicklung des Wurzelsystems zeigt, daß bis zu diesem Zeitpunkte Achsensubstanzen nur in sehr geringem Maße aufgenommen werden konnten, die Ausbildung der Knöllchen daher zum größten Teile auf organischen Substanzen basiert sein mußte.

Es steht diese Luftknöllchenbildung bei Achimenes in Parallele mit den von Goebel [23]) bei den Ausläufern von Circaea intermedia gewonnenen Resultaten.

Diese Pflanze bildet im Boden zahlreiche Ausläufer, welche ebenso wie die Achimenesknöllchen als Vermehrungsorgan für die nächste Vegetationsperiode dienen. Goebel schnitt im Herbste Laubsprosse von Circeae ab und fand, daß sich Ausläufer nicht nur im Boden regenerierten, sondern die Produktion von Reservestoffen seitens der Pflanze war so bedeutend, daß sich auch die Sproßspitze in einen Ausläufer (die Ablagerungsstätte für Reservestoffmaterial) umwandelte. Goebel nimmt hier an, daß Ausläuferbildung dann eintrete, wenn die

Menge organischer Substanzen, welche dem Vegetationspunkte zugeführt wird, im Verhältnis zu den Aschenbestandteilen größer ist, als die, welche die Laubsproßbildung bedingt.

Die Luftknöllchenbildung der Achimenesstecklinge stützen diese Annahme.

Am 15. November waren von den alten Blattstecklingen noch 40 am Leben. Davon waren drei ohne Sproßregenerat; zwei Blätter hatten neuerdings einen Laubsproß, ein Blatt ein Mittelding zwischen Laubsproß und Zwiebelknöllchen, und die restlichen 34 hatten in zweiter Ernte Zwiebelknöllchen produziert.

Von Interesse sind die zwei Blätter, welche im Gegensatze zu dem Gros der anderen Blätter das Stadium der Knöllchenbildung bereits überwunden hatten und schon wieder zur Sproßbildung übergegangen waren. Auch das Blatt, welches ein Mittelding zwischen Sproß und Knöllchen zeigte, ist als Übergang bemerkenswert. Dieser Sproß ist kurz gestaucht, die Blätter sind mit Reservestoffen angefüllt, jedoch untereinander frei, nicht so dicht aneinander gedrängt, wie bei den Zwiebelknöllchen. Dasselbe Bild zeigt das über der Erde befindliche Regenerat bei Goebel [24]).

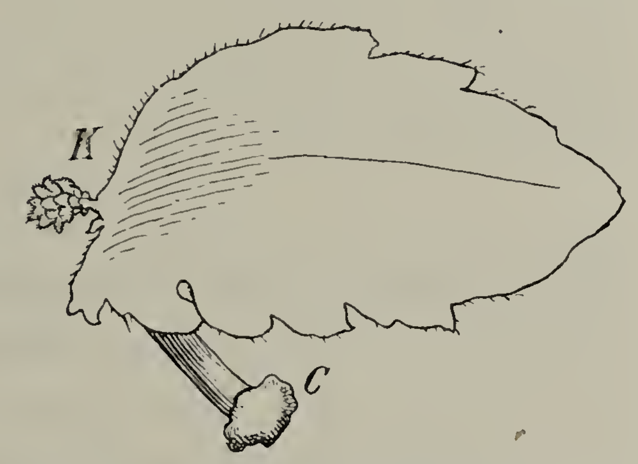


Fig. 69. Achimenes hirsuta. Blattsteckling mit Zwiebelknöllchenregenerat *K* aus einem Blattzahn. *C* Callusbildung an der Schnittfläche. Nat. Gr.

Die neu gebildeten Knöllchen wurden nunmehr zum zweiten Male abgenommen.

Anfang Januar hatten diese Blätter neuerdings Zwiebelknöllchen erzeugt. Dritte Ernte.

Anfang März waren noch 11 Blätter vorhanden, alle mit Knöllchen, die dann im April austrieben, wobei die Mutterblätter zugrunde gingen. Auch die fünf Kontrollblätter, denen die Knöllchen belassen worden waren, waren bereits Ende Dezember zugrunde gegangen.

Es hat demnach den Anschein, daß die Entfernung der Zwiebelknöllchen als Reiz wirkt zur Erzeugung von neuen Knöllchen und vielleicht auch zur Verlängerung des Lebens des Mutterblattes.

Ein gänzlich anderes Verhalten zeigte jenes Blatt, welches von Anfang an keine Wurzeln bildete, auch späterhin nur eine starke Callusbildung an der Schnittfläche aufwies. Nachdem es so fast sechs Monate in Kultur gewesen war, zeigte sich Ende Dezember an der Spitze eines Blattzahnes eine stecknadelkopfartige Verdickung, welche sich Anfang

Januar zu einem Zwiebelknöllchen entwickelte, und nun direkt dem Blattzahne aufsaß (Fig. 69). 14 Tage später trat an einem anderen Blattzahn in der Nähe des bereits vorhandenen Knöllchens ein zweites auf. Wurzeln hatten sich noch immer nicht gebildet.

Diese Tatsache ist nun deshalb von Interesse, weil sie zeigt, daß auch Blätter mit geringer Wasseraufnahme (durch die Epidermis aufgenommene Wassermengen können wohl nur minimale sein) und also auch ohne Aufnahme von Aschenbestandteilen Neubildungen produzieren können, was bis nun nur von Reservestoffbehältern (Knollen, Internodien) bekannt war. Das Blatt hatte eben durch die Assimilationstätigkeit während der sechsmonatlichen Kulturzeit den Charakter eines Reservestoffbehälters erlangt. Da nun für das aufgestapelte Baumaterial an der normalen Abbaustelle an der Basis des Blattstieles scheinbar durch irgendwelche innere Verhältnisse (Verstopfung der Leitbahnen) der Abfluß verhindert war, wurde an den Blattzähnen, wo ja Leitbündel endigen, eine günstige Aufbaustelle für die immer neu zufließenden Assimilate gefunden.

Versuch 3.

Regeneration an Sprossen nach Entfernung der Vegetationspunkte. Wasserkultur.

(Naegelia hybrida.)

Naegelia hybrida, ein Gartenbastard, erzeugt nicht wie Achimenes hirsuta rundliche Knöllchen, sondern derbe bis 5 cm lange Zwiebelsprosse. An drei Pflanzen wurden die Sproßachsen soweit abgenommen, daß nur mehr zwei Blattpaare an derselben standen; es wurden ferner die Vegetationspunkte in den Blattachseln, die am Stamm in der Erde bereits angelegten Zwiebelsprosse und der untere Teil der Achse, an dem die Wurzeln saßen, abgeschnitten. Die so vorbehandelten Stecklinge wurden am 10. Mai in Nährlösung von der Crone gebracht. Als Vergleichskultur dienten drei gleichweit entwickelte Pflanzen ebenfalls in Nährlösung von der Crone, welchen aber sämtliche Sproßvegetationspunkte belassen und nur die Achsenteile, an denen die Wurzeln saßen, entfernt worden waren.

Schon nach 14 Tagen zeigten sich in der Lösung an Stelle der abgeschnittenen Zwiebelsprosse noch nicht differenzierte Sproßknospen, und am 21. Juni waren die Regenerate der Kultur ohne Vegetationspunkte in folgender Weise vorgeschritten:

Pflanze I und II hatten an den Schnittflächen des untersten Knotens zwei dicke, an der Spitze verzweigte und etiolierte, bis 3 cm

lange Laubsprosse gebildet, deren Blätter aber noch ganz rudimentär waren.

Pflanze III hatte am untersten Knoten zwei ebensolche, aber nur 1 cm lange Sprosse, am nächst höheren Knoten drei halboffene Zwiebelsprosse.

An der oberen Schnittfläche der Sprosse und in den Achseln der Blätter zeigte sich erst der Beginn einer noch nicht klar ausgesprochenen Regeneration.

Es tritt hier also eine Bevorzugung der Regeneration an der Basis der Sprosse auf, an der die Sproßbildung, allerdings in Verbindung mit der Niederlage von Reservestoffen, weit vorausgeeilt war gegenüber der Regeneration an der Spitze der Stecklinge.

22. Juli, einen Monat später, waren in der Lösung in den Achseln der bereits gebildeten Sprosse und höher oben am nächsten Knoten Knöllchen entstanden. Die bereits erzeugten Sprosse waren nicht mehr weiter gewachsen, die Pflanzen waren im unteren Teile ihrer Achsen in das Knöllchenstadium übergegangen. Die Ursache dieser Veränderung konnte nicht festgestellt werden.

Gleichzeitig waren an der oberen Schnittfläche des Sprosses zahlreiche (bis zu 12 Stück) grüne, halboffene Zwiebelsprosse gebildet worden, deren Blättchen dicht behaart und eng gedrängt an der kurzen Achse standen. War im früheren Zeitpunkte in der Lösung eine Mittelbildung zwischen Laubsproß und Reservestoffbehälter konstatiert worden, so zeigte sich nun auch hier ein Mittelding. Die Pflanzen hatten noch nicht die entscheidenden Bedingungen, um entweder direkt zur Laubsproß- oder Knöllchenbildung überzugehen.

Da Pflanze II in der Mitte der Sproßachse anfaulte, wurde der kranke Teil abgeschnitten und die obere Hälfte mit den Blättern in Erde übersetzt.

Die Vergleichskultur, welcher die Vegetationspunkte belassen worden waren, hatte an dem über Wasser befindlichen Teile ihr vegetatives Wachstum fortgesetzt, die Achse verlängert und neue Blätter entwickelt. An den in der Lösung befindlichem Teile der Pflanze I befanden sich fünf 1—1 $1/2$ cm lange, normal entwickelte, nichtverdickte Sprosse. An den Teilen der Pflanze II und III war erst der Beginn von Regeneraten zu bemerken. Dieses Verhalten der Pflanze I tritt im Gegensatz zu dem Verhalten der Sprosse in Erdkultur, wo die unter der Erde befindlichen Teile der Sproßachsen immer nur Zwiebelsprosse erzeugen. Diese Tatsache bildet den Ausgangspunkt für eine Reihe später folgender Versuche.

Anfang September hatte der angefaulte und in Erde übersetzte Steckling II die grünen Knöllchen zu 2 cm langen walzenförmigen Blattähren weiter entwickelt, die sich an der oberen Schnittfläche in Form eines großen Sternes ausbreiteten (Fig. 70) und Ende Oktober erst war eine dieser Ähren zu einem normalen Sprosse weitergewachsen, der nun die Hauptachse fortsetzte und bereits zwei normal entwickelte Blattpaare aufwies. Auch die Blättchen an der Spitze der anderen Ähren hatten an Blattfläche gewonnen, doch war das Streckungswachstum nicht eingetreten (Fig. 71). Daß dieses unterblieb, ist wohl darauf zurückzuführen, daß der Vegetationspunkt des neuen Hauptsprosses — sowie dies Goebel[25]) für Bryophyllum nachwies — alle verfügbaren Baustoffe für sich in Anspruch nahm und so das Wachstum der anderen Sprosse hemmte. Da dieser Steckling ohne alle Wurzeln in die Erde übersetzt worden war, darf man wohl auch hier annehmen, daß der Mangel des Wurzelsystems und der damit verbundene Mangel an Aschenbestandteilen das lange Zurückbleiben auf dem zwiebelsproßartigem Stadium der Regenerate bedingte. Erst nachdem sich das Wurzelsystem ausgebildet hatte, konnte der eine Sproß seine Achse verlängern und zu normalem Wachstum übergehen.



Fig. 70. Naegelia hybrida. Sproßsteckling mit walzenförmigen Sproßregeneraten aus der oberen Schnittfläche. Nat. Gr.

Um dieselbe Zeit (Ende Oktober) waren an den in der Lösung verbliebenen Pflanzen I und III die an der oberen Schnittfläche befindlichen Blattknöllchen geöffnet; sie zeigten nunmehr eine büschelförmige Anordnung, ohne daß sie ihre Achsen gestreckt hatten (Fig. 72). Im Raume zwischen Kork- und Lösungsoberfläche befanden sich Zwiebel-

knöllchen, von denen zwei an der Spitze wieder in Sproßbildung eingetreten waren. — Die an der Basis entstandenen Sprosse waren verfault.

Die Vergleichskultur mit Vegetationspunkten zeigte zu diesem Zeitpunkte an den Hauptachsen Blütenstände, deren Blüten knapp vor der Anthese standen. Auch in den Blattachseln befanden sich ca. 2 cm lange Blütenstandanlagen. An den in der Lösung befindlichen Achsenteilen saßen auch hier Knöllchen, nachdem die früher erzeugten Sprosse verfault waren.

Wenn wir die Ergebnisse dieses Versuches überblicken, so fällt besonders auf, daß zu Beginn der Kultur an den in der Lösung befindlichen Teilen der Sproßachse, sowohl bei den Stecklingen ohne als auch bei denjenigen mit Vegetationspunkten, Sprosse regeneriert wurden. Hierbei zeigte sich der Unterschied, daß im ersteren Falle die Regenerate abnormal dick und mit Reservestoffen angefüllt waren, während im zweiten Falle die regenerierten Sprosse den gewöhnlichen Typus etiolierter Dunkelsprosse zeigten. Abgesehen davon, daß die Laubsproßbildung in der Lösung gegenüber der Knöllchenbildung in der Erde überhaupt als Novum in die Erscheinung trat, kann man sich den Unterschied in der Ausbildung der Sprosse wieder durch die An- oder Abwesenheit der Vegetationspunkte erklären. In dem einem Falle arbeitete der Chlorophyllapparat hauptsächlich für die an der Basis zuerst entstandenen Vegetationspunkte und erst später auch für die an der oberen Schnittfläche aufgetretenen Sproßregenerate, während im anderen Falle die Assimilate sowohl die bereits vorhandenen als auch die erst später an der Basis aufgetretenen Vegetations-



Fig. 71. Naegelia hybrida. Dieselbe Versuchspflanze wie in Fig. 70. Nur ein Sproßregenerat entwickelte sich weiter. Nat. Gr.

punkte versorgen müssen. Daß bei den vegetationspunktlosen Stecklingen die Regenerate zuerst in der Lösung auftraten und so eine bedeutende Bevorzugung der Basis gegenüber der Spitze entstand, kann man sich vielleicht damit erklären, daß an den Verwundungsstellen (am basalen Sproßende und an den Knoten) die anorganischsn Baustoffe in erster Linie zur Verfügung standen und daselbst eben den Anlaß zu Neubildungen gaben.

Versuch 4.

Vergleichende Stecklingskultur in Nährlösung, Leitungs- und Schneewasser.

(Achimenes Haageana.)

Gleichzeitig mit dem vorhergehenden Versuche wurden (10. Mai) auch vier Pflanzen von Achimenes Haageana in Nährlösung von der Crone gebracht. Die Versuchspflanzen waren 8—10 cm hoch, mit ca. 2 mm dicken Sproßachsen; in den Blattachseln hatten sich abnormerweise bereits Knöllchen entwickelt. Diese sowie die Blätter der unteren Stämmchenhälfte wurden entfernt. Das Glasgefäß war, wie bei allen Wasserkulturen, verdunkelt. Am 24. Mai waren an Stelle der entfernten Zwiebelknöllchen Blütenknospen aufgetreten (vielleicht aus latenten Anlagen), von denen einzelne gerade vor der Anthese standen. An den untergetauchten Teilen befanden sich an den Schnittstellen zahlreiche etiolierte Sprosse. Während also die Pflanzen durch die Topfkultur oder infolge mangelhafter Funktion der Wurzeln vor dem Versuche

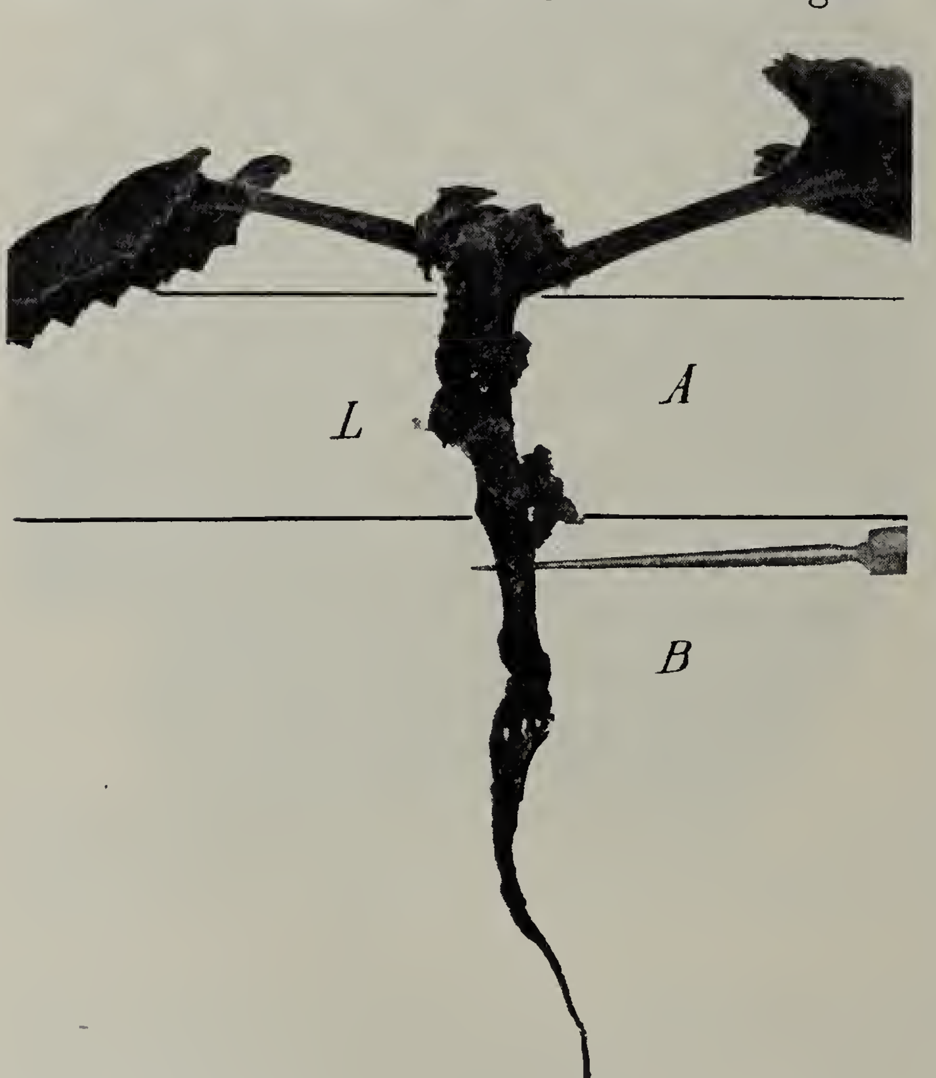


Fig. 72. Naegelia hybrida. Steckling in Nährlösung kultiviert. *A* Freier Raum zwischen Kork und Lösungsoberfläche, *B* Lösung, *L* Zwiebelknöllchen im Begriffe auszutreiben. $^3/_4$ nat. Gr,

im Stadium der Knöllchenbildung gestanden waren, hatte die veränderte Kultur in der Nährlösung die Bedingungen zur Blüten- und Sproßbilduug geschaffen.

Dabei könnte man allerdings auch denken, daß nicht die eben genannte veränderte Kultur, sondern die Abtrennung der Knöllchen diese Veränderung herbeigeführt habe.

Eine ganz überraschendes Bild zeigten diese Kulturen bei der Untersuchung am 18. Juni. Die Blütenknospen waren in der dreiwöchentlichen Kulturzeit nicht weiter vorgeschritten, sie waren geschlossen geblieben und entwickelten sich auch in der Folge nicht mehr weiter. Die Sproßspitzen von drei Pflanzen hatten sich in Zwiebelknöllchen umgewandelt und bei allen vier Pflanzen waren in den Blattachseln zahlreiche Knöllchen auch neben den geschlossenen Blütenknospen entstanden. Im Glasgefäße, welches nicht voll angefüllt war, so daß zwischen Kork- und Lösungsoberfläche ein ca. 3 cm hoher, freier Raum sich befand, waren in letzterem an den Sproßachsen ebenfalls Knöllchen aufgetreten. Der in der Lösung befindliche Teil der Sproßachsen war im Gegensatze zu den anderen Teilen derselben auf der Sproßbildung beharrt. Nur in der Nähe der Flüssigkeitsoberfläche zeigten sich Übergangsformen zwischen Knöllchen und Sproß in Gestalt von halbgeöffneten Knöllchen, oder es waren die bereits entwickelten Sprosse an der Spitze in Knöllchenbildung eingetreten (Fig. 73).

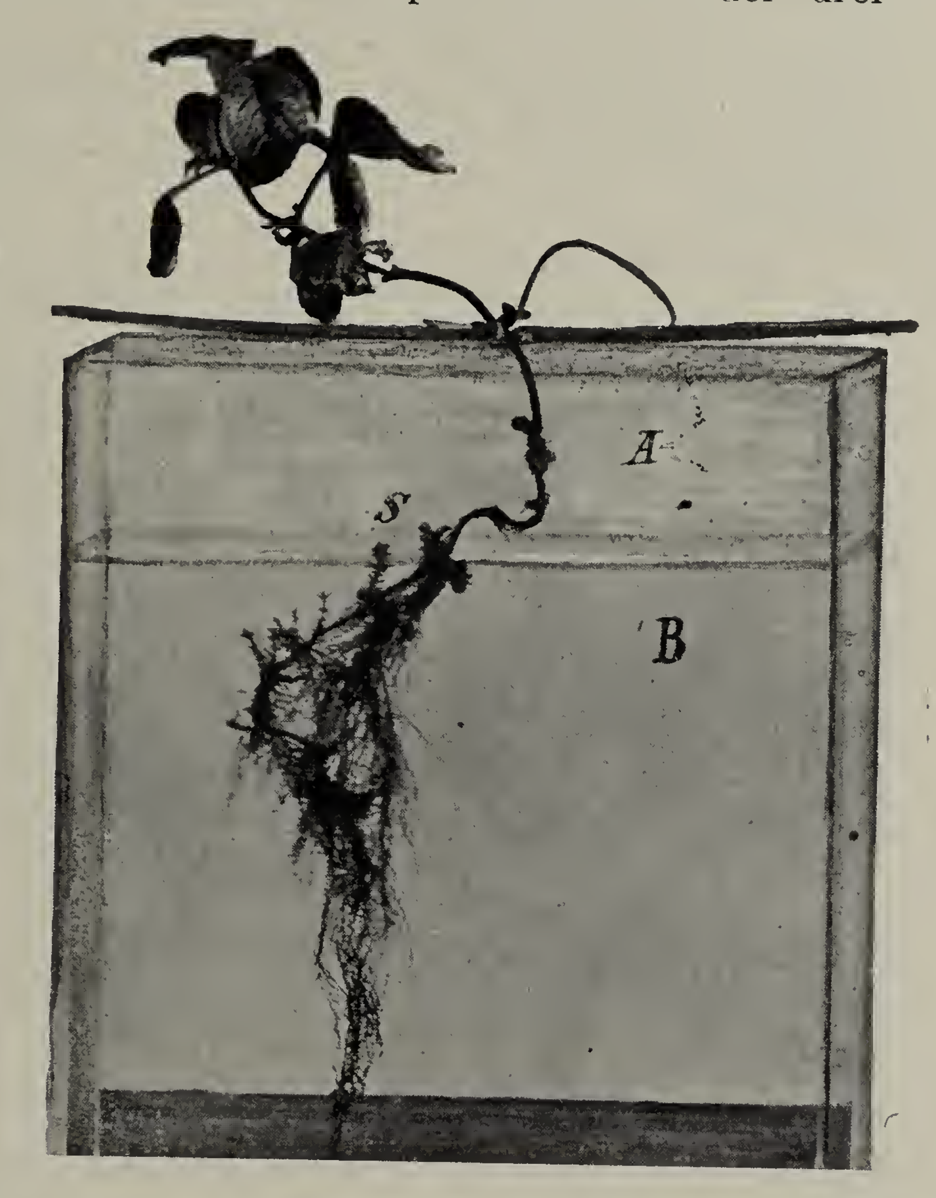


Fig. 73. Achimenes Haageana. Steckling in Nährlösung. Im freien Raume *A* entstanden Knöllchen, in der Lösung *B* Sprosse, an der Grenze der Flüssigkeitsoberfläche *S* Mittelbildungen. $^1/_2$ nat. Gr.

Wodurch diese Umstimmung vom blühbaren Stadium zum Stadium der Knöllchenbildung hervorgerufen wurde, nachdem letzteres ja vor

Beginn der Kultur vorhanden gewesen war, konnte nicht ermittelt werden, da ja die Pflanzen scheinbar immer unter denselben Kulturbedingungen gehalten wurden.

Das Übergehen der an Luft befindlichen Sproßspitzen in Zwiebelknöllchen erinnert an dieselbe Erscheinung im Versuch 2, wo die von den Mutterblättern abgetrennten Sprosse bei der Kultur in Erde ihre Gipfel ebenfalls in Zwiebelknöllchen umwandelten. Auch bei diesem Versuche trat ferner in Erscheinung, daß in der Lösung anfänglich Sprosse regeneriert wurden, im Gegensatz zur Erdkultur, wo Knöllchen entstehen. Hier fällt auch noch die Tatsache auf, daß an der Grenze zwischen Lösung und dem freien Raume über derselben Mittelbildungen entstanden.

Um diesen Unterschied etwas klarer zu legen, wurde der Versuch dahin erweitert, daß je drei Pflanzen von Achimenes Haageana in Leitungs- und Schneewasser gebracht wurden (Schneewasser wurde verwendet, um die Giftwirkungen des destillierten Wassers zu vermeiden). Gleichzeitig wurde eine aus drei Pflanzen bestehende Kontrollkultur in Nährlösung angesetzt.

Am 22. Juli zeigten die Pflanzen dieser Versuchsreihe in den Blattachseln Blütenknospen, und an den eingetauchten Achsenteilen noch nicht differenzierte Sproßanlagen, nur mit dem Unterschiede, daß die Blütenknospen der Nährlösungskultur viel weiter entwickelt waren, als die der Kulturen in Leitungs- und Schneewasser.

Bei den Pflanzen des ursprünglichen Versuchs war zu diesem Zeitpunkte die Knöllchenbildung in den Blattachseln und in freiem Raume unter dem Kork fortgeschritten, es standen vier bis fünf Knöllchen in einer Blattachsel. Unter dem Korke hatte sich an einer Pflanze ein Knöllchen an der Spitze gestreckt, so, als ob es zu einem Sprosse weiter wachsen wollte, war aber dann wieder zur Knöllchenbildung zurückgekehrt, so daß sich zwei Knöllchen an einer Achse befanden. In der Lösung war dasselbe Verhältnis wie vorher, mit der Ausnahme, daß an einer Pflanze nunmehr auch an der Basis des Sprosses ein großes Knöllchen sich gebildet hatte.

Am 3. September boten sich in der zweiten Versuchsreihe (vom 18. Juni) folgende Verhältnisse dar:

Die Pflanzen in Nährlösung standen in voller Blüte; eine Pflanze wies neben den Blüten in den Blattachseln auch Zwiebelknöllchen auf. An den Spitzen befand sich kein Knöllchen. An den untergetauchten Achsenteilen waren Sprosse vorhanden, drei bis vier an Zahl.

Die Leitungswasserpflanzen hatten in den Blattachseln erst Blütenknospen angesetzt, Knöllchen waren nicht aufgetreten. In der Lösung waren Sprosse entwickelt, die allerdings kurz gestaucht waren und die Blätter eng gedrängt aneinander hatten, also wiederum eine Mittelbildung zwischen Laubsproß und Knöllchen darstellten.

Bei den Schneewasserpflanzen zeigte sich die Blütenentwicklung wie vorher, Luftknöllchen waren nicht vorhanden, dafür aber waren im Wasser an den Achsen zahlreiche bis $1^1/_2$ cm lange Knöllchen aufgetreten.

Es wäre somit hierdurch der Beweis erbracht, daß die Konzentration der Nährstoffe einen Einfluß darauf hat, ob die in der Lösung entstehenden Regenerate zu Laubsprossen oder zu Zwiebelknöllchen werden. In welcher Weise dieser Einfluß wirksam werden kann, wird erst am Schlusse dieser Versuche erörtert werden.

An der Schneewasserkultur fiel ferner auf, daß das Wurzelsystem der Pflanzen außerordentlich reich und schön entwickelt war, vielleicht drei bis viermal so reich wie an den Pflanzen der anderen Kulturen. Ganz besonders zeigten an den Enden der Wurzeln die Wurzelhaare eine ganz enorme Ausbildung; sie umgaben die Wurzeln in einer Länge von 2 cm als ein dichtgedrängter Pelz, während in den anderen Kulturen Wurzelhaare gar nicht oder nur in sehr geringem Maße gewachsen waren, wie dies bei Wasserkulturen vorkommt [Jost[26])]. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete Benecke[27]), indem er eine Wachstumssteigerung der Wurzeln in nährstoff-, besonders stickstoffarmen Böden feststellte, ebenso wie auch Snell[28]) bei Ranunculus fluitans.

Die Pflanzen des Anfangsversuchs wiesen um diese Zeit keine besondere Veränderung auf, sie gingen im Laufe des Herbstes von oben her zugrunde.

Versuch 5.

Stecklingskultur in Nährlösung bei Herabsetzung der Transpiration.

(Achimenes Haageana).

Um einen eventuellen Einfluß der verminderten Transpiration auf die Laubsproß- und Knöllchenbildung zu beobachten, waren gleichzeitig mit der zweiten Kulturserie des vorhergehenden Versuchs (18. Juni) sechs Pflanzen von Achimenes Haageana, welche nur erst den Chlorophyllapparat entwickelt hatten und noch keine Knöllchenbildung zeigten, in Nährlösung gebracht und über die Kulturgefäße große Glasglocken gestülpt worden. Als Vergleichskultur ohne Glasglocke diente die Vergleichskultur des vorigen Versuches.

Am 22. Juli hatte sich außerhalb der Lösung nur das Sproßwachstum weiter entwickelt, während die Vergleichskultur Blütenknospen aufwies, von denen einzelne dem Aufblühen nahe waren. In der Lösung waren bei beiden Kulturen Sproßanlagen entstanden, von welchem in der Kultur mit Glocke drei bereits zu Sprossen ausgewachsen waren.

7. September. In der Kultur mit Glocke konstatierte ich, daß die oberirdischen Sproßachsen sich verzweigt hatten, reich im Laube standen und die Internodien langgestreckt waren. In der Lösung befanden sich dicht gedrängt zahlreich etiolierte Sprosse. Also weder Blüten noch Knöllchenbildung, während die Vergleichskultur ohne Glocke um diese Zeit in voller Blüte stand und eine Pflanze in den Blattachseln auch Knöllchen gebildet hatte. In der Lösung waren ebenfalls nur Sprosse.



Fig. 74. Achimenes Haageana. Kultur unter Glasglocke. $^3/_4$ nat. Gr.

Die bisherigen Resultate machten die Annahme wahrscheinlich, daß die Herabsetzung der Transpiration die Blüten- und Knöllchenbildung hintan halte, das vegetative Sproßwachstum aber fördere.

Am 7. Oktober zeigte sich bei den Kulturen unter der Glasglocke an einer Pflanze im freien Raume zwischen Lösung und Kork ein großes Knöllchen, und die unter Wasser befindlichen Sprosse waren auch im Begriffe an der Spitze in Knöllchenbildung einzutreten (Fig. 74). An der außer dem Gefäße befindlichen Achse waren noch keine Knöllchen zu sehen, wohl aber zeigten sich an derselben zahlreiche Wurzeln.

Die Vergleichskultur hatte bereits abgeblüht und an allen Pflanzen waren zahlreiche Knöllchen in den Blattachseln vorhanden.

Eine der beiden unter Glasglocken gestandenen Kulturen wurde nunmehr (7. November) ohne Glasglocke weiter kultiviert, die andere unter der Glocke belassen.

Nach 3 Wochen hatten die Pflanzen der ersteren Kultur (ohne Glocke) in den Blattachseln zahlreiche Knöllchen. In der Lösung waren an der Achse neue Knöllchen entstanden und auch die Sprosse beugten sich unter der Last ihrer stattlichen Gipfelknöllchen. Es ist dies also dasselbe Resultat, wie in der Vergleichskultur.

Die Kultur mit Glasglocke war in dieser Zeit leider eingegangen, so daß ein abschließendes Urteil über den Einfluß der Transpirationsherabsetzung durch diesen Versuch nicht gefällt werden konnte.

Versuch 6.

Vergleichende Kultur von Sproßstecklingen in Lösung und Erde.

(Naegelia hybrida.)

Um die hinsichtlich der Sproß- und Knöllchenbildung bis jetzt gemachten Erfahrungen zu überprüfen, wurden Hälfte September noch vergleichende Versuche mit Stecklingen in Erde und Nährlösung angestellt; speziell auch aus dem Grunde, weil um diese Zeit die Pflanzen das Sproßwachstum einstellen und ausschließlich Zwiebelknöllchen erzeugen. Benützt wurde die im Münchener botanischen Garten noch zur Verfügung stehende Naegelia hybrida, welche sich dadurch charakterisiert, daß ihre Hauptachse eine Blütentraube bildet. Die Pflanzen waren kräftig entwickelt, jedoch noch mit geschlossenen Blüten. Auch in den Blattachseln befanden sich ca. 1 cm lange Anlagen zu Blütenständen. In der Erde waren bereits Knöllchen aufgetreten.

Die Versuchspflanzen wurden an der Basis soweit abgeschnitten, daß sich an denselben keine Wurzel mehr befand; je drei Pflanzen wurden in Nährlösung von der Crone gebracht, drei Pflanzen in Erde gesteckt und beide Kulturen unter sonst gleichen äußeren Bedingungen gehalten.

Einen Monat später (17. Oktober) hatten sich an der Wasserkultnr von der Schnittstelle und auch von den Internodien aus kräftige, lange Wurzeln gebildet. Gleichzeitig war die Spitze des Blütenstandes (Goebel[35]) im Begriffe sich in ein Zwiebelknöllchen umzuwandeln. Diese letztere Erscheinung zeigte sich auch an den Blütenständen der Erdkultur. Die obersten Deckblätter der Blütenknospen waren mit Reservestoffen angefüllt, verdickt, die Weiterbildung der innerhalb derselben befindlichen Blütenknospen unterblieb. Die tiefer unten stehenden schon weiter vorgeschrittenen Blütenknospen vertrockneten, sie schienen gar keine Baustoffe mehr zu erhalten, es wurde alles zur Knöllchenbildung mobilisiert.

24. November. Auch die Spitzen der Nebenblütenstände waren zu Knöllchen weiter gewachsen und teilweise größer geworden als die des Hauptblütenstandes. An den Sproßachsen in der Lösung wuchsen aber die früher schon aufgetretenen Knospenanlagen zu Laubsprossen weiter, es befanden sich deren zwei bis drei an jeder Pflanze.

Es ist also wiederum zu einer Zeit, wo die Pflanze an sämtlichen Vegetationspunkten an der Luft in Knöllchenbildung sich befand, in der Lösung Sproßbildung aufgetreten (Fig. 75).



Fig. 75. Naegelia hybrida. Sproßsteckling in Nährlösung. K—K_1 grüne Knöllchen, S Laubsprosse. $^1/_2$ nat. Gr.

Bei Untersuchung der Erdkultur zeigte es sich, daß im Gegensatze zur Wasserkultur an der Basis und den Internodien der Sprosse $1^1/_2$ cm lange Zwiebelknöllchen vorhanden waren, das gewöhnliche Verhalten dieser Pflanzen.

Versuch 7.

Vergleichende Kultur von Blattstecklingen in Lösung und Erde.

(Naegelia hybrida.)

Zur selben Zeit wie im Versuche vorher wurde noch ein Parallelversuch mit Blattstecklingen dieser Pflanze angestellt. Es wurden sechs Blätter in Nährlösung gebracht und ebenso viele in Erde gesteckt.

Ende November waren an den Wasserkulturen zahlreiche etiolierte Sprosse zu sehen, an den Erdkulturen traten bei allen Stecklingen Knöllchen in Erscheinung, wie sie ja auch schon bei den Kulturen des vergangenen Jahres aufgetreten waren, und wie sie auch schon Goebel[33]) bei seinen vergleichenden Versuchen beobachtet hatte (Fig. 76 *a*, *b*.)

Versuch 8.

Blütenstandsteckling ohne Blätter in Nährlösung.

(Naegelia hybrida.)

Die Blütenstände von drei Pflanzen (ohne Laubblätter) wurden 17. September in Närlösung gestellt. Nach 2 Wochen wurden die Spitzen derselben zu Knöllchen. Diese terminalen Knöllchen trieben bei zwei Stecklingen aus der Achsel eines Knöllchenblattes ein Seitenknöllchen, bei der dritten Pflanze entstanden deren zwei. Aber auch weiter unten im Blütenstande war in der Achsel des Tragblattes einer noch nicht offenen Blüte ein Knöllchen entstanden.

Bei diesem Versuche ergab sich ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber der Wurzelbildung bei den Stecklingen des Versuches 6. Während bei dem letzteren schon einen Monat nach Beginn des Versuches ein kräftiges Wurzelsystem regeneriert worden war, konnte in der neuen Kultur erst nach 2 Monaten bei einem Steckling eine nur 5 mm lange Wurzel konstatiert werden, und auch bis Mitte Dezember, wo die Stecklinge von unten her zu faulen begannen, war keine neue Wurzel aufgetreten, und auch die eben erwähnte Wurzel war nur 2 cm lang geworden.

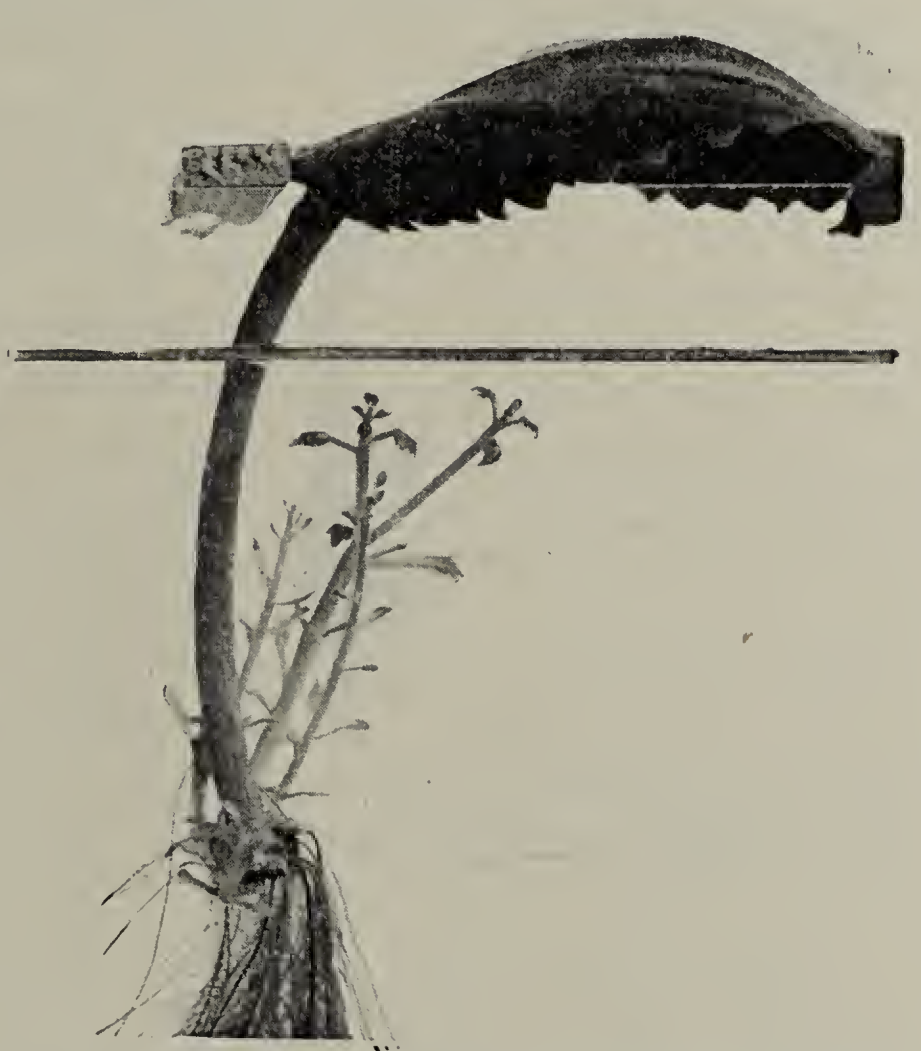


Fig. 76*a*. Naegelia hybrida. Blattsteckling, in Nährlösung, regenerierte Laubsprosse. Nat. Gr.

Da in diesem Versuche die Stecklinge sich ohne Blätter befanden, im Versuch 6 dieselben aber vorhanden waren, so kann man wohl das Ausbleiben der Wurzelbildung mit dem Fehlen des Assimilationsapparates in Verbindung setzen.

Es erinnert diese Tatsache auch an die Versuche mit Begonia discolor. Die Internodien dieser Pflanze, obwohl sie in feuchtem Hafen

hingen, regenerierten niemals Wurzeln. An den mit Blättern versehenen Sproßachsen des Zweischnittversuches aber entstanden in der nur mäßig feuchten Luft des Glashauses sehr bald und zahlreiche Wurzeln in der Nähe der Schnittstellen.

Ursachen der Laubsproß-Regeneration in Nährlösung und Zwiebelknöllchenbildung in Erde.

Wenn man nach den Ursachen dieser Verschiedenheit hinsichtlich der Regeneration fragen will, so muß zuerst festgestellt werden, welche Unterschiede in den beiden Medien, Lösung und Erde, bezüglich der den Pflanzen sich darbietenden Ernährungsverhältnisse herrschen. Es ist bekannt, daß bei Wasserkulturen eine Hemmung der Transpiration stattfindet, daß freier Sauerstoff und Kohlensäure in bedeutend geringeren Quantitäten zur Verfügung stehen, als bei der Erdkultur. Da diese Verhältnisse aber sowohl bei den Kulturen in Nährlösung, als auch bei den in Leitungs- und Schneewasser dieselben sind, und dennoch in dem einen Falle Laubsprosse, im anderen Knöllchen gebildet werden, so kann man die eben angeführten Unterschiede bei der Frage nach den Ursachen wohl außer Betracht lassen.



Fig. 76*b*. Naegelia hybrida. Blattsteckling, in Erde, regenerierte Zwiebelknöllchen. Nat. Gr.

Ein weiterer Unterschied hinsichtlich der dargebotenen Baustoffe liegt darin, daß in der Lösung diese Baustoffe in konzentrierter Form aufnahmsbereit vorhanden sind, während in Erde einzelne Stoffe zum Teile erst durch das Ausscheiden des Wurzelsekrets in lösliche Form gebracht werden müssen. Es sind also für die Stecklinge in Erde in dieser Hinsicht, so lange sie noch keine Wurzeln haben, ähnliche Verhältnisse vorhanden, wie für die Stecklinge im Schneewasser, obwohl in der Erde genügend, im Schneewasser fast gar keine Nährstoffe vorhanden sind. Da nun aber in der Nährlösung das Nährmaterial in Form einer mehr oder weniger konzentrierten Salzlösung vorhanden ist, kann diese auf osmotischem Wege die Ernährungsbedingungen des Stecklings je nach dem Grade ihrer Konzentration in verschiedener

Weise beeinflussen. Nehmen wir an, der Steckling werde von einer Pflanze genommen, die sich bereits im Stadium der unterirdischen Knöllchenbildung befand. Die von den Blättern gebildeten Assimilate (also hier, da die Knöllchen sehr stärkereich sind, besonders Zucker) müssen zum Zwecke der Knöllchenbildung nach abwärts geleitet werden. Da der Steckling sowohl an seiner Basis eine große Schnittfläche als auch an den Knoten, wo die Blätter standen, ebenfalls Wundstellen besitzt, so kann durch diese Tore die Nährlösung die Ernährung der Pflanze in verschiedener Weise beeinflussen. Es können die anorganischen Elemente durch Saugung aufgenommen werden, aber sie können auch, wenn die Außenkonzentration eine größere ist, als die Konzentration im Inneren der Gewebe auf den Inhalt derselben eine noch ganz andere Wirkung ausüben.

Hansteen[29]) und Puriewitsch[30]) wiesen nach, daß aus keimenden Samen, wenn man ihnen den Keim wegnimmt, ferner aus Knollen, Rhizomen, sogar aus Zweigen Zucker aus dem offenen Gewebe in die umgebende Flüssigkeit diffundierte, daß dieses Ausströmen aber wieder zum Stillstande kam, wenn die Außenkonzentration der Zuckerlösung der inneren die Waage hielt. Allerdings konnte Puriewitsch bei keimenden Samen durch Kochsalz und Kalisalpeterlösungen den Austritt von Zucker auch verhindern.

An eine ähnliche Beeinflussung durch die Konzentration der Nährlösung wäre bei den Gesnerastecklingen zu denken; dieselbe müßte auf die Stoffleitung derart einwirken, daß es unmöglich würde, in dem neu regenerierten Sprosse die Ansammlung von Assimilaten und die Umbildung derselben zu einem Reservestoffbehälter zu veranlassen. Aber auch, wenn die Wundflächen bereits geschlossen wären, so ist ja eine Beeinflussung der Innenkonzentration durch die Außenkonzentration noch immer mittels der neu entstandenen Wurzeln möglich, welche ja in Nährlösungen vielfach keine Wurzelhaare ausbilden, sondern die Nährstoffe dnrch die Epidermis der Wurzeln aufnehmen, oder ihnen auch durch dieselben einen Austritt gestatten müßten. Da übrigens auch die Cuticula der Blätter eine gewisse Permeabilität aufweist, wie Molisch[31]) an den Blättern von Helianthus nachwies, könnte man daran denken, daß eine Beeinflussung des Plasmas auch durch die Cuticula des jungen, in der Nährlösung untergetaucht wachsenden Sproßregenerates erfolgt. Daß infoge der Wasserkultur nicht nur organische Baustoffe, sondern auch Aschenbestandteile aus der Pflanze austreten können, wäre bei der in Rede stehenden Frage ebenfalls in Erwägung zu ziehen (Wilfahrt[36]), Deleano[37]).

Nachtrag. Nach Abschluß vorliegender Ausführungen — Ende Februar 1910 — fand ich in den jüngst erschienenen Arbeiten von Noel Bernard: L'évolution dans la Symbiose[38]) und Burgeff: Die Wurzelpilze der Orchideen[39]), daß sich die genannten Forscher gleichfalls mit dem Problem der Knollen und Laubsproßbildung durch verschieden konzentrierte Nährlösungen beschäftigt hatten.

Bernard hatte Kartoffelsprosse nach Entfernung des Sproßvegetationspunktes und der Blätter in verschieden konzentrierten anorganischen und organischen Nährlösungen kultiviert und gefunden, daß die Blattachselknospen in Lösungen über einer gewissen „concentration critique" sich zu Knöllchen, unter derselben aber zu Laubsprossen ausbildeten.

Auch Burgeffs Nährversuche zu Orchideenkeimpflanzen zeigten, daß der Gehalt des Substrates an Nährsalzen die Form der Pflanzen bestimmte, daß bei hoher Konzentration Knollenbildung und gedrungene Wachstumsform, bei geringer Konzentration (Regenwasser) langgestreckte Wachstumsform und nur Anfänge zur Knollenbildung auftraten. —

Diese Resultate stehen im Gegensatz zu denjenigen meiner Untersuchungen, welche zeigen, daß in höher konzentrierten Salzlösungen Laubsprosse, in niedriger konzentrierten (Schneewasser) Knöllchen entstehen.

Vergleicht man nun die Versuchspflanzen dieser drei Untersuchungen, so findet man sogleich, daß Noel's Solanumstecklinge gar keinen, Burgeff's Orchideenkeimpflanzen einen noch sehr unentwickelten Chlorophyllapparat aufweisen, während meine Achimenespflanzen ein wohlausgebildetes Laubblattsystem besitzen, dessen Assimilationstätigkeit jedenfalls andere Verhältnisse schafft, als sie in den früher genannten Versuchen vorhanden waren.

Um meine Resultate zu überprüfen, wurden in diesem Sommer zwei Kulturreihen (Achimenes Haageana — Naegelia hybrida) mit Lösungen von der Crone — normal, $^1/_2$, $^1/_5$, $^1/_{10}$ normal und destilliertem Wasser (3000 Volt) aufgestellt.

Die Ergebnisse waren dieselben wie das Jahr vorher, nämlich Laubsproßbildnug bei der hohen Konzentration und Knöllchenbildung bei geringer Konzentration.

Bei mittleren Konzentrationen traten gestauchte Laubsprosse, Mittelbildungen zwischen Knöllchen und Laubsprossen auf, wie sie sich auch schon vergangenes Jahr gezeigt hatten.

Wie weit überdies bei diesen Resultaten das Vorhandensein oder die Abwesenheit eines ausgebildeten Wurzelsystem von Einfluß ist, müßte noch näher untersucht werden.

Als ich heuer anfangs April eine Anzahl Sproßstecklinge von Begonia discolor (15 cm lang) zu Vermehrungszwecken machte, fand ich nach 2 Wochen bei zwei Stecklingen, deren Blätter welk herabhingen, in den Achseln derselben Luftknöllchen bis zu 1 cm Länge. Im normalen Entwicklungsverlaufe treten diese erst im Herbste in Erscheinung.

Die nähere Untersuchung der genannten Stecklinge zeigte, daß sie in der Erde keine Wurzeln produziert hatten, während die anderen in demselben Kulturgefäße befindlichen Stecklinge von normalen Wuchs sich bereits bewurzelt hatten.

Bei scheinbar gleicher Konzentration der Nährstoffe im Substrat muß also hier die Knöllchenbildung durch den Mangel an Wurzeln verursacht worden sein, der eben wieder bewirkte, daß infolge der wahrscheinlich nur sehr geringfügigen Wasseraufnahme durch die Epidermis des Sprosses und die durch Schnittfläche für diese zwei Pflanzen die Konzentration an Nährstoffen eine sehr niedrige wurde.

Daß auch die Temperatur bei denselben Konzentrationsverhältnissen hinsichtlich der Laubsproß- und Knöllchenbildung von Einfluß sei, zeigte Vöchting[40]), indem er bei der Kartoffel Knollenbildung bei hoher (Austrocknung), Laubsproßbildung bei mittlerer Temperatur erreichte.

Im übrigen trat auch bei meinen heurigen Kulturen gleichzeitig mit der Bildung von Laubsprossen in der Lösung die Produktion von grünen Luftknöllchen in den Laublattachseln in Erscheinung.

Die heuer in anderen Kultuflüssigkeiten angestellten Versuche bedürfen noch neuerlicher Überprüfung.

Versuch 9.

Die Bildung von Zwiebelknöllchen durch ein Wuchsenzym experimentell hervorzurufen.

(Gesnera graciosa.)

Wakker[15]) hatte gefunden, daß an den Blättern von Begonia discolor, wenn man sie im Herbst zu Regeneration veranlaßt, nicht Laubsprosse, wie im Frühjahr und Sommer, sondern Knöllchen entstehen. Die Mutterpflanze ist zu dieser Zeit schon in das Stadium der Knollenbildung eingetreten, die in den Blättern gebildeten Assimilate werden nicht mehr zur Sproßbildung verwendet, sondern in Form von Reservestoffen abgelagert.

Auch Goebel[33]) hatte bei seinen Stecklingsversuchen mit den Achimenesblättern ein ähnliches Resultat erreicht. Von 30 im Herbste

gesteckten Blättern hatten 26 Zwiebelknöllchen regeneriert, während Blattstecklinge im Frühjahr nur Laub- oder Blütensprosse erzeugten.

Goebel[34]) bespricht den oben genannten Versuch Wakker's und nimmt an, „daß die Knollenbildung bedingt werde durch eine in den Blättern entstehende Verbindung, die man mit Beyerink als ein Wuchsenzym bezeichnen könnte. Dieses Wuchsenzym veranlaßt die Sprosse sich als Knöllchen auszubilden und da es sich gegen den Herbst hin besonders stark ausbildet, muß auch bei der Regeneration die genannte Erscheinung auftreten. Ehe es gelingt ein solches Wuchsenzym zu isolieren und mittels desselben Sprosse zur Umbildung zu Knöllchen zu bringen, ist die Annahme natürlich ein bloßer Vergleich des Vorganges mit anderen, z. B. bei den Gallenbildungen auftretenden, aber es erscheint mir durchaus nicht unwahrscheinlich, daß wir solche Wuchsenzyme wirklich werden gewinnen können".

Die eben geschilderte Annahme gab Anlaß zu dem Versuche: Aus im Herbst gesammelten Zwiebelknöllchen von Gesnera graciosa mittels Glyzerin ein hypothetisches, knöllchenbildendes Enzym auszuziehen und mit diesem dann im Frühjahr abgeschnittene Blätter auf experimentellem Wege zur Knöllchen-, anstatt Sproßbildung zu veranlassen.

Ich nehme hier Gelegenheit dem Herrn Assistenten Dr. von Lützelburg, der mich bei der technischen Durchführung des Versuches unterstützte und mir seine bei ähnlichen Versuchen gemachten Erfahrungen zur Verfügung stellte, meinen besten Dank auszusprechen.

Eine Anzahl Gesneraknöllchen wurde Ende November in einer Reibschale mit ausgeglühtem, in Schwefelsäure ausgewaschenen Quarzsande zerrieben, um die Zellverbände in möglichst ausgiebiger Weise zu zerreißen. Diese zerriebene Masse (Knöllchen + Quarzsand) wurde hernach in 50 %iges Glyzerin gebracht und darin durch 8 Tage belassen, um das Enzym ausziehen zu lassen. Ich spreche der Kürze halber in der folgenden Darstellung von einem Enzym, obschon es ja noch nicht sicher steht, ob es gelungen ist, ein solches Innenenzym herauszubekommen, es bildet hier die Voraussetzung des Versuches. Unter der Annahme, daß sich das Enzym im Glyzerin in Lösung befände, wurde die Knöllchen-Quarzsandmasse nunmehr abfiltriert, die Glyzerinlösung in den Exsikkator gestellt, um sie möglichst wasserfrei zu machen. Die Lösung zeigte bei längerem Stehen einen braungelben Niederschlag von organischen Substanzen, die beim Schütteln das Glyzerin trübten. Anfang Juni des nächsten Jahres, als bereits zur Untersuchung geeignete Blätter zur Verfügung standen, wurde die

Glyzerinlösung mit frisch destilliertem Alkohol gefällt, hernach filtriert und der Filterrückstand fünf- bis sechsmal mit Alkohol nachgewaschen. Die ganze Filtervorrichtung wurde sodann in den Wärmeschrank gebracht, um den Alkohol verdampfen zu lassen, so daß nur mehr das Filterpapier + dem darauf niedergeschlagenen Enzym vorhanden war. Dieses Papier wurde in Wasser mit einem sterilisierten Glasstab zerrissen, einige Zeit stehen gelassen und das Ganze wieder filtriert, bis man eine klare Flüssigkeit, Wasser mit dem darin gelösten Enzym hatte.

Am 6. Juni wurden 55 Blätter und 15 Laubsprosse von Pflanzen, welche noch nicht in blühbarem Stadium waren und auch noch keine Knöllchen angesetzt hatten, in nachfolgender Weise mit der Enzymlösung behandelt:

1. 33 Blätter wurden erst in der Lösung von der Stammpflanze abgetrennt, so daß das Enzym durch den beim Abschneiden auftretenden Saugungsdruck aufgenommen wurde, hernach mit dem Blattstiel aufrecht in Sand gesteckt.

2. 22 Blättern wurde die Lösung mit der Pravazspritze eingespritzt, und zwar sowohl von der Schnittfläche, als auch von der Basis der Blattspreite aus.

3. 15 Laubsprosse wurden in der Lösung abgeschnitten.

4. 16 Blätter und fünf Laubsprosse dienten als Kontrollkulturen.

Bei der ersten Untersuchung der Kulturen Ende Juli zeigte es sich, daß alle Blattstecklinge wohl reichlich Wurzeln, sonst aber erst noch nicht differenzierte Sproßanlagen regeneriert hatten. Das schlechte Wetter im Juni und Juli dieses Jahres war dem Wachstum der Stecklinge sehr hinderlich gewesen. Denn ähnliche Kulturen des vergangenen Jahres hatten nach 4 Wochen schon reichlich Sprosse gezeitigt.

Die Sproßstecklinge hatten durchwegs nur Wurzeln regeneriert.

Bei der nächsten Untersuchung am 2. September fanden sich an den als Kontrolle dienenden zwei Kulturen à acht Blätter durchwegs Laubsprosse, keine Knöllchen vor, zwei bis fünf an einem Blatt, bis 4 cm hoch.

Ferner waren entstanden bei:

Kultur A (10 Blätter): durchgehends Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, die Sprosse bis 1 cm, Zwiebelknöllchen 2/3 cm lang.

Kultur B (13 Blätter): an fünf Blättern nur Zwiebelknöllchen, an sieben Blättern Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, bei einem Blatte kein Regenerat. Die Sprosse waren im Wachstum weiter vorgeschritten als vorher.

Kultur C (10 Blätter): an sechs Blättern nur Laubsprosse, an zwei Blättern Laubsprosse und Knöllchen, an zwei Blättern kein Regenerat.

Die Blattstecklinge dieser drei Kulturen hatten die Enzymlösung durch Saugung aufgenommen.

Kultur D (sechs Blätter): an fünf Blättern Laubsprosse und Zwiebelknöllchen, an einem Blatt nur Knöllchen, aber die Knöllchen waren in ca. vierfacher Anzahl vorhanden als die Laubsprosse.

Kultur E (sieben Blätter): an allen Laubsprosse und Knöllchen, wobei dreimal soviel Knöllchen als Laubsprosse; letztere waren auch sehr klein, nur $^1/_2$ cm lang, die Knöllchen von doppelter Länge.

Kultur F (neun Blätter): durchwegs nur Zwiebelknöllchen sehr reichlich an Zahl, vier bis sechs an einem Blatt und bis $1\,^1/_2$ cm lang. Diese letzteren drei Kulturen waren mit der Pravazspritze behandelt worden.

Es haben also von 52 Blättern, die auf die Behandlung reagierten, 46 oder 88 $^0/_0$ mit der Bildung von Zwiebelknöllchen geantwortet, zu einer Zeit, da die nichtbehandelten Kontrollstecklinge ausnahmslos nur Laubsprosse gebildet hatten. Allerdings ist dieses Resultat insofern kein reines, als nur in 17 Fällen Zwiebelknöllchen allein in Erscheinung traten und in 29 Fällen neben dem Knöllchen sich auch Laubsprosse zeigten. Der Grund zu dieser Differenz in der Reaktion mag wohl in verschiedenen Richtungen zu suchen sein. Er kann in erster Linie in der vorerst noch mangelhaften Methode der Versuchsanstellung liegen; denn es zeigt sich schon in den beiden Arten, wie die Enzymlösung den Blättern beigebracht wurde, ein wesentlicher Unterschied. Bei der Saugmethode produzierten von 30 Blättern 24 Knöllchen, das ist 80 $^0/_0$, bei der Stichmethode von 22 Blättern alle, das ist 100 $^0/_0$ Zwiebelknöllchen. Bei der Saugmethode zeigte sich ferner in Kultur C, daß sechs Blätter nur Laubsprosse produziert hatten und nur zwei Bläter Sprosse und Knöllchen, während das Extrem der Reaktion bei der durch Stichmethode behandelten Kultur F auftrat, wo sämtliche neun Blätter nur Knöllchen regenerierten. Es ist also ein ganz erhebliches Plus an Reaktion bei letzterer Methode ersichtlich. Auch in der individuellen Verschiedenheit der inneren Organisation der einzelnen Blätter dürfte ein Grund für die Unterschiede in der Reaktion zu suchen sein. Bei denjenigen Stecklingen, welche gleichzeitig Laubsprosse und Knöllchen aufwiesen, konnte leider nicht konstatiert werden, welches von den Regeneraten zuerst auftrat.

Die Kulturen wurden Mitte November, $1^1/_2$ Monate nachher, wieder untersucht, wobei sich zeigte, daß die Sproßbildung nicht mehr weiter vorgeschritten war, sondern daß alle Pflanzen in das Stadium der Knöllchenbildung eingetreten waren, sowohl in Kultur C, welche früher zum größeren Teile nur Sprosse erzeugt hatte, als auch bei allen Stecklingen der Kontrollkulturen, eine Tatsache, die ja dem normalen Verhalten der Gesnera-Blattstecklinge entspricht.

Die 15 Sproßstecklinge hatten bei der ersten Untersuchung Ende Juli nur ein reich verzweigtes Wurzelsystem, sonst aber weder Laubsproß- noch Knöllchenbildung gezeigt. Dasselbe Verhalten wiesen die nichtbehehandelten fünf Kontrollstecklinge auf. Wir haben es hier eben mit Sproßstecklingen von noch nicht voll entwickelten Pflanzen zu tun, an denen verschiedene Vegetationspunkte in Tätigkeit waren und es lag also zu dieser Zeit kein Grund vor, neue Sproßvegetationspunkte an der Basis auszubilden. Die Pflanzen waren denn auch in ihrem normalen vegetativen Wachstum weiter vorgeschritten dadurch, daß sie neue Blätter gebildet, Seitensprosse angelegt und die Sproßachse gestreckt hatten. Das Enzym war nun vielleicht aus diesem Grunde oder auch aus dem früher erwähnten mangelhaften Saugungsverfahren nicht wirksam geworden. Denn man hätte bei Aktivität der Enzymlösung erhoffen können, daß, wenn auch die Sproßstecklinge an der Basis keine neuen Sproße regenerierten, bei der vorher erkannten großen Labilität der an der Luft befindlichen Vegetationspunkte sich in den Blattachseln und am Ende des Hauptsprosses Zwiebelknöllchen ausbilden würden.

Bei der Untersuchung Hälfte November hatten nun auch diese Sproßstecklinge an der Basis der Sprosse zahlreiche Knöllchen regeneriert, nachdem anderseits an der Luft sich Blütenstände ausgebildet hatten. — Wirft man nun einen Blick auf das bei dieser Untersuchung gewonnene Resultat, so kann man einstweilen nur sagen, daß durch die Behandlung von Gesnera-Blattstecklingen mit einer aus Zwiebelknöllchen nach Art von Enzymdarstellung gewonnenen Lösung diese Stecklinge zu einer Zeit, wo die Kontrollstecklinge nur Laubsprosse regenerierten, 88 % Zwiebelknöllchen in Erscheinung brachten.

Die Stecklinge wurden alle unter denselben Bedingungen auf Sand kultiviert.

Gesamtüberblick über die Untersuchungsresultate.

1. Die an Farnkeimpflanzen nach Entfernung des Vegetationspunktes entstehenden Regenerate durchlaufen denselben Entwicklungs-

gang, welcher auch den aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums entstehenden Keimpflanzen zukommt: es entsteht immer zuerst ein Keimblatt unabhängig vom Sproßvegetationspunkte, hernach erst letzterer.

Der Entstehungsort ist in der Mehrzahl der Fälle exogen, ausnahmsweise endogen.

2. Die Regenerate an Farninternodien zeigen dieselbe, eben geschilderte Entwicklung. — Sie können exogen unter der Epidermis entstehen oder auch auf der Schnittfläche sich bilden. Im letzteren Falle nimmt der regenierte Sproß seinen Ausgang von der Oberfläche des der Schnittfläche aufsitzenden Callus.

3. Entfernt man bei Sproßstecklingen von Lycium halimifolium die im feuchten Raume ausgetriebenen Wurzeln, so kann aus dem Gewebe des stehengebliebenen Wurzelstumpfes ein Sproß regeneriert werden.

4. Die Regenerate an Primärblattstecklingen von Begonia carolineaefolia Regel unterscheiden sich von den Regeneraten der erwachsenen Blattstecklinge (fingerförmig geteilte Blätter) dadurch, daß erstere länger auf dem ungeteilten Primärblattstadium verharren. Es können ungeteilte Blätter nach Art des gewöhnlichen Schiefblattes mit 9 cm Spreitenlänge entstehen, während bei den Regeneraten des erwachsenen Blattstecklings nach vier bis fünf Übergangsblättern, bei einer Spreitenlänge von 1 cm, das geteilte Stadium bei eben dieser Spreitenlänge eintritt. Ursache dieser Differenz ist wahrscheinlich der Unterschied in der Quantität der Baustoffe, welche den Stecklingen zur Verfügung stehen.

5. An vegetationspunktlosen Internodien ist die Anordnung der Sproßregenerate in der Regel eine willkürliche, nur ausnahmsweise polare. Wurzelregenerate sind zumeist polar verteilt.

6. Werden an Sproßachsen von Begonia discolor Internodien durch zwei in entgegengesetzter Richtung geführte Schnitte isoliert, so findet eine Beeinflussung dieses Internodiums hinsichtlich der Anordnung der Regenerate in der Weise statt, daß auf der mit dem Gipfelteile zusammenhängenden Seite Wurzeln, auf der gegenüberliegenden, mit dem Wurzelteile zusammenhängenden Seite Sprosse regeneriert werden, wobei gleichzeitig an der Basis des Gipfelteils Wurzeln, am apikalen Teile des Wurzelteils Sprosse entstehen.

Die aus der Epidermis des Wurzelteiles regenerierten Sprosse bilden im Herbst an ihrer Basis abnormerweise eine Internodiumsknolle, während solche normal nur in der Erde, oberirdisch aber Sproßknöllchen in den Blattachseln erzeugt werden.

Anläßlich desselben Schnittversuches bei Gesnera grociosa zeigte sich in der Anordnung der Regenerate keine polare Verteilung. Bemerkenswert waren aber wulstartige Calluszüge, welche von den oberen Schnitträndern entlang des Internodiums zu den unteren Schnitträndern zogen und, da in ihrem Innern Tracheiden ausgebildet wurden, in dieser Weise eine Ergänzung der gestörten Stoffleitung bildeten.

7. Die Regenerate an Blattstecklingen (Gesneraceae) sind in quantitativer Hinsicht abhängig von dem Ernährungszustande der Mutterpflanze; gut ernährte Blätter regenerieren reichlich, schlecht ernährte wenig oder gar nicht (Versuch 1).

Sproßstecklinge von Pflanzen, die bereits in unterirdischer Knöllchenbildung begriffen sind, bilden neue Knöllchen oberirdisch an der Spitze und in den Blattachseln (Versuch 2).

Die fortgesetzte Entfernung von regenerierten Zwiebelknöllchen an Blattstecklingen ist ein Reiz einerseits zur Erzeugung neuer, anderseits zur Verlängerung der Lebensdauer des Blattes (Versuch 2).

Blattstecklinge können auch ohne nennenswerte Aufnahme von Wasser- und Aschenbestandteilen Knöllchen, und zwar am Rande der Blattspreite regenerieren (Versuch 2).

Während Sproßstecklinge in Erde an der Basis Knöllchen regenerieren, werden in Nährlösung Sprosse erzeugt (Versuch 3, 4, 5, 6).

Unter gewissen Bedingungen treten Mittelbildungen zwischen Laub- und Knöllchensprossen auf (Versuch 3, 4).

Im Schneewasser entstehen ebenso wie in Erde nur Knöllchen (Versuch 4).

Herabsetzung der Transpiration fördert das Laubsproßwachstum in der Lösung, hindert die Knöllchen- und Blütenbildung (Versuch 5).

Blattstecklinge regenerieren im Frühjahr in Erde Laubsprosse, im Herbst Knöllchensprosse, in Nährlösung jederzeit Laubsprosse (Versuch 8).

Die an Blütenstandstecklingen entstandenen Spitzenknöllchen können Seitenknöllchen treiben (Versuch 7).

Stecklinge ohne Blätter regenerieren keine Wurzeln, mit Blättern reichlich (Versuch 6 und 7).

Blattstecklinge, mit einer aus Zwiebelknöllchen dargestellten Enzymlösung behandelt, regenerierten zu 88 % Knöllchen, während die nicht behandelten Kontrollstecklinge alle nur Laubsprosse bildeten (Versuch 9).

Meinem hochverehrten Lehrer und Führer bei der Arbeit, Herrn Geheimrat Professor Dr. Karl von Goebel erlaube ich mir für seine vielen Bemühungen und für die Überlassung einer reichlichen Menge Versuchsmaterials den ergebensten Dank auszusprechen.

München, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität,
Ende Februar 1910.

Literaturverzeichnis.

1) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
2) Ders., Organographie der Pflanzen, pag. 42. Jena 1898.
Ders., Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Zentralbl. 1902, Bd. XXII, pag. 431.
3) Ders., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 486.
4) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 197.
5) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 200.
6) Kupper, Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora 1906, pag. 67, 68.
7) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 182. Jena 1903.
8) Vöchting, Über Organbildung I, pag. 216.
Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 227.
9) Ders., Über Wurzelsprosse bei Anthurium longifolium. Botan. Zeitung 1878, pag. 645.
10) Beyerink, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.
11) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 15.
12) Winkler, Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Berichte der Deutsch. bot. Ges. 1905, Bd. XXIII, pag. 45.
13) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 192.
14) Vöchting, Über Organbildung I.
15) Wakker, Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Amsterdam 1885.
16) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich (siehe 2), pag. 496.
17) Winkler, Siehe 12.
18) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 238.
19) Czapek, Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, math.-nat. Klasse, Wien 1897, 106, Bd. I, 117.
20) Schimper, Botanische Zeitung 1885, Bd. XLIII, pag. 756.
21) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 190.
22) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 191.

23) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 103.
24) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 232.
25) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 142.
26) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 108. Jena 1908.
27) Benecke, Botanische Zeitung 1903, Bd. LXI, pag. 19.
28) Snell, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen, Flora 1907, Bd. XCVIII, pag. 12.
29) Hansteen, Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 419.
30) Puriewitsch, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXI.
31) Molisch. Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena 1892.
32) Goebel, Experimentelle Morphologie, pag. 191.
33) Ders., Über Regeneration im Pflanzenreich (siehe Nr. 2), pag. 501.
34) Ders., Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Hervorrufung. Sitzungsber. der bayr. Akad., math.-nat. Klasse 1896, pag. 448.
35) Ders., Experimentelle Morphologie, pag. 121.
36) Wilfahrt, Die landwirtschaftlichen Versuchsstationen 63, 1. Berlin 1906.
37) Deleano, Institut bot. Genéve 1907, Ser. 7.
38) Noel Bernard, L'évolution dans la symbiose. Ann. des sciences nat. 1909, 9ème série, Bot., Tome IX.
39) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.
40) Vöchting, Über die Keimung der Kartoffelknollen. Botan. Zeitung 1902, Bd. LX.

Figurenerklärung zu Tafel II—VIII.

(Künstlerische Ausführung der Zeichnungen von Kunstmaler Dr. phil. Gustav Dunzinger, München.)

Fig. 1. Athyrium filix femina. Beginn der Regeneration an der Wundfläche der Keimpflanze. *A* Apikales, *B* basales Ende. 180 mal vergr.

Fig. 2. Athyrium filix femina. Regenerat an der Wundfläche in einem späteren Stadium. *A* Apikales, *B* basales Ende, *Bl* Blattscheitelzelle. 180 mal vergr.

Fig. 3. Athyrium filix femina. Das Regenerat entwickelte sich zu einem brombeerartigen Callusgebilde. *A* Apikales, *B* basales Ende, *Bl* Blattscheitelzelle. 90 mal vergr.

Fig. 4. Athyrium filix femina. Regenerat mit Gefäßbündelanschluß (*G*) zu einem Zeitpunkte, wo eine Scheitelzelle noch nicht angelegt war. *A* Apikales, *B* basales Ende. 125 mal vergr.

Fig. 5*a*. Athyrium filix femina. An der Wundfläche entstandenes Regenerat mit Scheitelzellwachstum. Optischer Längsschnitt. *Bl* Blattscheitelzelle, *H* Haare. 180 mal vergr.

Fig. 5*b*. Dasselbe Regenerat in Aufsicht aus der Richtung des Pfeiles in Fig. 5*a*. *Bl* Blattscheitelzelle, *H* Haare. 180 mal vergr.

Fig. 6. Athyrium filix femina. Abnormales Regenerat. *B* Blattartiges Callusgebilde, welches ein zweites sproßartiges Gebilde (*St*) umwölbt. Beide ohne Scheitelzellen. 180 mal vergr.

Fig. 7 *a*. Athyrium filix femina. Abnormales Regenerat in Form einer napfartigen Calluswucherung. *A* Apikales, *B* basales Ende. Geöffnete Längsseite. 180 mal vergr.

Fig. 7 *b*. Wie vorher. Geschlossene Längsseite. 180 mal vergr.

Fig. 8. Osmunda regalis. Regenerat an der longitudinalen Verwundungsfläche der Keimpflanze. *L* Leitbündelanschluß, *R* Rhizoiden. 125 mal vergr.

Fig. 9 *a*. Osmunda regalis. Längsschnitt durch das Stämmchen einer Keimpflanze mit horizontaler Verwundungsfläche. *W* Wundgewebe, *E* embryonale Zellgruppe, *G* Gefäßbündelanschluß, *B* stehengebliebene Blätter. 60 mal vergr.

Fig. 9 *b*. Osmunda regalis. Wie vorher. Oberer Teil 135 mal vergr.

Fig. 10 *a*. Osmunda regalis. Der Callus (*C*) an der Wundfläche zerreißt in mehrere Lappen, unter deren Schutze der Vegetationspunkt *E* sich bildet. *B* Blätter. 45 mal vergr.

Fig. 10 *b*. Wie vorher. Oberster Teil 180 mal vergr.

Fig. 11. Osmunda regalis. Regeneration an der horizontalen Schnittfläche. Fortgeschrittenes Stadium von Fig. 10. *A* Callusbildungen der Schnittfläche, *B* embryonale Gewebebildungen, *E* Gefäßbündelanschluß. 80 mal vergr.

Fig. 12 *a*. Osmunda regalis. *B* Blattbildungen unabhängig vom neuen Sproßvegetationspunkte *V*, *A* abgestorbenes Wundgewebe, *W* Wurzeln. 45 mal vergr.

Fig. 12 *b*. Osmunda regalis. *B* Blattbildungen unabhängig vom neuen Sproßvegetationspunkte *V*. Oberster Teil 180 mal vergr.

Fig. 13. Osmunda regalis. Längsschnitt durch ein Regenerat, ohne daß sich an der Wundfläche ein Wundgewebe gebildet hätte. Die Callusknospe (*C*) durchbricht das abgestorbene Gewebe (*A*) an der Schnittfläche. 135 mal vergr.

Fig. 14. Osmunda regalis. Regenerat im fortgeschrittenen Stadium. *Vb* Blatt-, *Vs* Sproßvegetationspunkt, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 15 mal vergr.

Fig. 15 *a*. Osmunda regalis. Regenerat an einer älteren Keimpflanze. *Vs* Sproßvegetationspunkt, B_1 erstes (Keim-) Blatt ohne Scheitelzelle, B_2 zweites Blatt mit Blattvegetationspunkt *Vb*, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 10 mal vergr.

Fig. 15 *b*. Wie vorher. Regenerat 40 mal vergr.

Fig. 16. Nephrodium molle. Längsschnitt durch eine ältere, des Vegetationspunktes beraubte Keimpflanze. *S* Gebräunte Zellschicht an der Schnittfläche, *R* Regenerat mit Blattscheitelzelle, *L* Leitbündelanschluß, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 10 mal vergr.

Fig. 17 *a*. Nephrodium molle. An der Wundfläche bildete sich ein callusartiges Wundgewebe (*C*). Am Rande das erste Blatt mit Blattvegetationspunkt (*Vb*) und an der Basis des ersteren der Sproßvegetationspunkt (*Va*). *Ca* Cambiumbildung, die Leitbündelenden verbindend; *G* Grundgewebe, *B* alte Blätter. 30 mal vergr.

Fig. 17 *b*. Wie vorher. Regenerat 145 mal vergr.

Fig. 18. Osmunda regalis. Die beiden Gefäßbündelenden wurden, ein Fortschritt zu Fig. 17, durch einen bogenförmigen Gefäßteil (*T*) verbunden. *Ca* Cambiumbildung, *C* Callusgewebe, *G* Grundgewebe, *B* alte Blätter. 30 mal vergr.

Fig. 19. Osmunda regalis. Das Regenerat (*R*) entsteht in der Blattachsel eines alten Blattes (*B*). *L* Leitbündelende an der Schnittfläche, *W* Wurzel. 30 mal vergr.

Fig. 20*a*. Osmunda regalis. *E* Regenerat in der Blattachsel eines alten Blattes (*B*). *L* Leitbündel. 20mal vergr.

Fig. 20*b*. Wie vorher. Das Regenerat 90mal vergr. *Vb* Blattvegetationspunkt.

Fig. 21. Osmunda regalis. Die Schnittfläche entwickelte sich über dem horizontalen Gefäßbündel (*G*) zu einem Callushügel, an dessen Basis ein Blattvegetationspunkt (*Vb*). *W* Wurzel.

Fig. 22. Osmunda regalis. Auf einer Schnittfläche entstanden zwei Regenerate (*R*). *W* Wurzel. 30mal vergr.

Fig. 23*a*. Osmunda regalis. Das Regenerat (*R*) entstand abseits der Schnittfläche (*S*) aus der unverletzten Epidermis. *B* Alte Blätter, *W* Wurzeln. 15mal vergr.

Fig. 23*b*. Wie vorher. *S* Scheitelzellen, *H* Haare. Regenerat 200mal vergr.

Fig. 24. Osmunda regalis. Regenerat (*R*) abseits der Schnittfläche (*S*). *W* Wurzeln. Der Schnitt stammt von derselben Pflanze wie der in Fig. 19. 30mal vergr.

Fig. 25. Osmunda regalis. *C* Callusregenerat, *B* Blätter. 30mal vergr.

Fig. 26. Osmunda regalis. *C* Callusregenerat mit Sproßvegetationspunkt (*Vs*), *G* Gefäßbündelanschluß. 15mal vergr.

Fig. 27. Osmunda regalis. Regenerat mit Sproßvegetationspunkt (*Vs*), Blattvegetationspunkt (*Vb*) und prothalloiden Bildungen (*P*). 45mal vergr.

Fig. 28. Osmunda regalis, *Vs* Sproßvegetationspunkt mit Haaren und einer Spreuschuppe, *B* alte Blätter, *W* Wurzel. 45mal vergr.

Fig. 29*a*. Pteris serrulata. *V* Vegetationspunkt, endogen entstanden, hat das Gewebe gesprengt. *S* Schnittfläche, *W* Wurzel. 20mal vergr.

Fig. 29*b*. Wie vorher. Regenerat 90mal vergr.

Fig. 30. Phegopteris dryopteris. Längsschnitt durch ein Internodium. Parenchymzellen an der Epidermis beginnen sich zu teilen. 40mal vergr.

Fig. 31. Phegopteris dryopteris. Das Regenerat durchbrach die Epidermis. 60mal vergr.

Fig. 32. Phegopteris dryopteris. Das Regenerat (*R*) teilte sich von Anfang an in mehrere Äste. *E* Epidermis, *P* Parenchym des Internodiums. 90mal vergr.

Fig. 33. Phegopteris dryopteris. Querschnitt durch ein Internodium. *R* Regenerat in drei Äste geteilt, *E* Epidermis. 15mal vergr.

Fig. 33*a*. Wie vorher, Regenerat 90mal vergr.

Fig. 34. Phegopteris dryopteris. Längsschnitt. Das Regenerat (*R*) bildet eine ungeteilte Callusknospe. *T* Tracheidenplatte. 15mal vergr.

Fig. 34*a*. Wie vorher. Das Regenerat 90mal vergr. *S* Scheitelzellen.

Fig. 35. Phegopteris dryopteris. Längsschnitt. *B* Regenerat, *T* Tracheidenplatte, *E* Epidermis. 30mal vergr.

Fig. 36. Phegopteris dryopteris. Querschnitt. Die Knospe (*C*) wird von einem blattartigen Gebilde (*B*) umhüllt. *S* Scheitelzellen, *E* Epidermis. 90mal vergr.

Fig. 37. Phegopteris dryopteris Querschnitt. *C* Callusregenerat mit dem ersten Blatte (*B*). *Sb* Blattscheitelzelle, *H* Holzbildung außerhalb des Internodiums. 40mal vergr.

Fig. 38. Phegopteris dryopteris. Regenerierte Pflanze. *V* Sproßvegetationspunkt, B_1, B_2 Blätter, *W* Wurzeln, *Tr* Trennungsstelle vom Internodium. 10mal vergr.

Fig. 39. Cystopteris fragilis. Längsschnitt durch ein Internodium. Auf der Schnittfläche (*S—S*) entstanden zwei Calluswucherungen (*C*). *T* Holzbildungen. 30mal vergr.

Fig. 40. Cystopteris fragilis. Längsschnitt. *C* Callusgebilde, unter deren Schutze sich die Stammknospe (*V*) entwickelt. 30mal vergr.

Fig. 41. Cystopteris fragilis. Längsschnitt. Regenerat aus der Epidermis (*E*), *B* Blatt, *S* Sproßvegetationspunkt. 30mal vergr.

Fig. 42. Cystopteris fragilis. Internodium mit mehreren von der Schnittfläche aus regenerierten Sprossen. 2mal vergr.

Fig. 43. Lycium halimifolium. Querschnitt. Eine Adventivwurzel (*W*) durchbricht die Rinde. *H* Holz, R_1 embryonales, R_2 ausgewachsenes Rindenparenchym. *K* Kork. 30mal vergr.

Fig. 44. Lycium halimifolium. Querschnitt. Das Rindengewebe überwallte den Wurzelstumpf (*W*), an der Spitze mit Wundgummi angefüllt. *M* Mark, *H* Holz, *R* Rinde, *K* Kork, *Hy* Hypodermis. 30mal vergr.

Fig. 45. Lycium halimifolium. Im Rindengewebe über dem Wurzelstumpf (*W*) entstand ein Wundholzknäuel (*Wu*). *T* Tracheidenzüge, *H* Holz, R_1 embryonales, R_2 erwachsenes Rindengewebe, *K* Kork, *Hy* Hypodermis. 30mal vergr.

Fig. 46. Lycium halimifolium. Längsschnitt. Der abgeschnittene Wurzelstumpf ist kugelig angeschwollen. *E* Ansammlung embryonaler Zellen, *Wu* Wundholz, *C* Cambium, *T* (dunkel) alte mit Wundgummi erfüllte, (hell) neue Tracheidenzüge, *H* Holz, *R* Rinde, *K* Kork. 30mal vergr.

Fig. 47. Lycium halimifolium. Längsschnitt. Die junge Knospe (*V*) entsteht ohne Anlage eines Wundholzknäuels. *W* Wurzelstumpf, *T* Tracheidenzüge, *H* Holz, *R* Rinde, *K* Kork. 30mal vergr.

Fig. 48. Lycium halimifolium. Längsschnitt. Am alten Wurzelstumpfe (*W*) bildeten sich zwei kugelschalenartige Holzkörper (*C*). *H* Holz, *R* Rindengewebe. 30mal vergr.

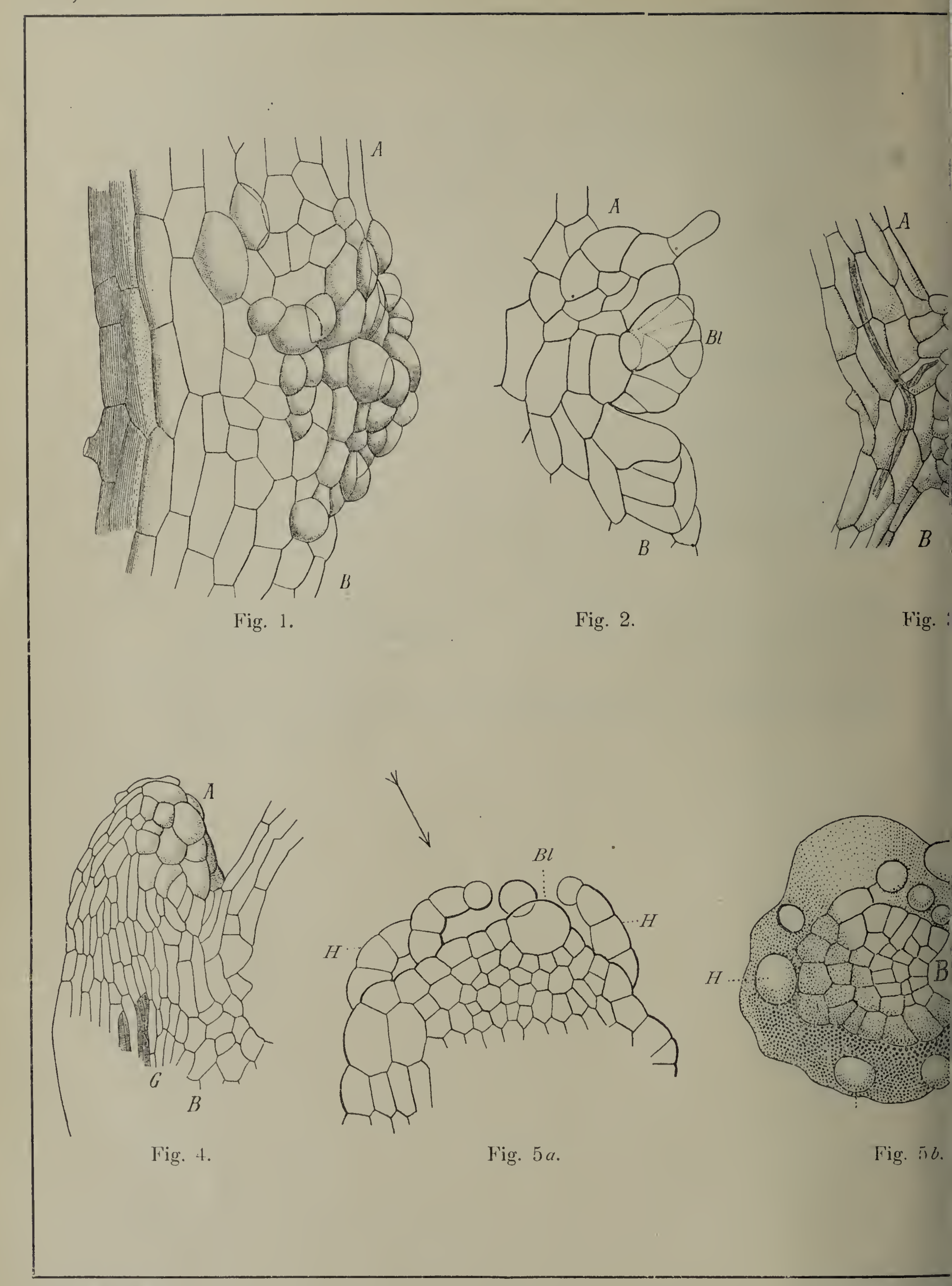


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 4. Fig. 5*a*. Fig. 5*b*.

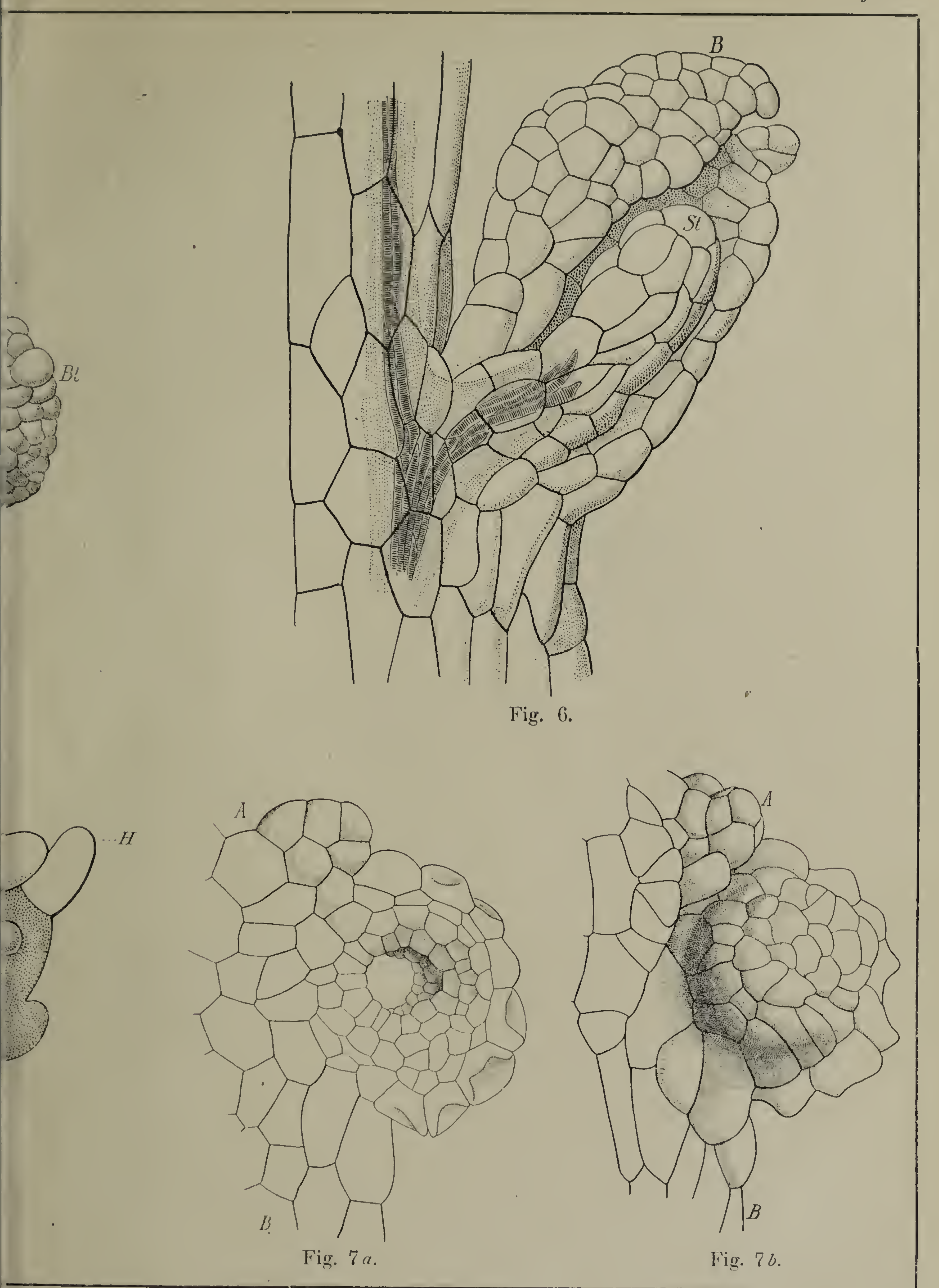


Fig. 6.

Fig. 7 *a*.

Fig. 7 *b*.

ischer in Jena.



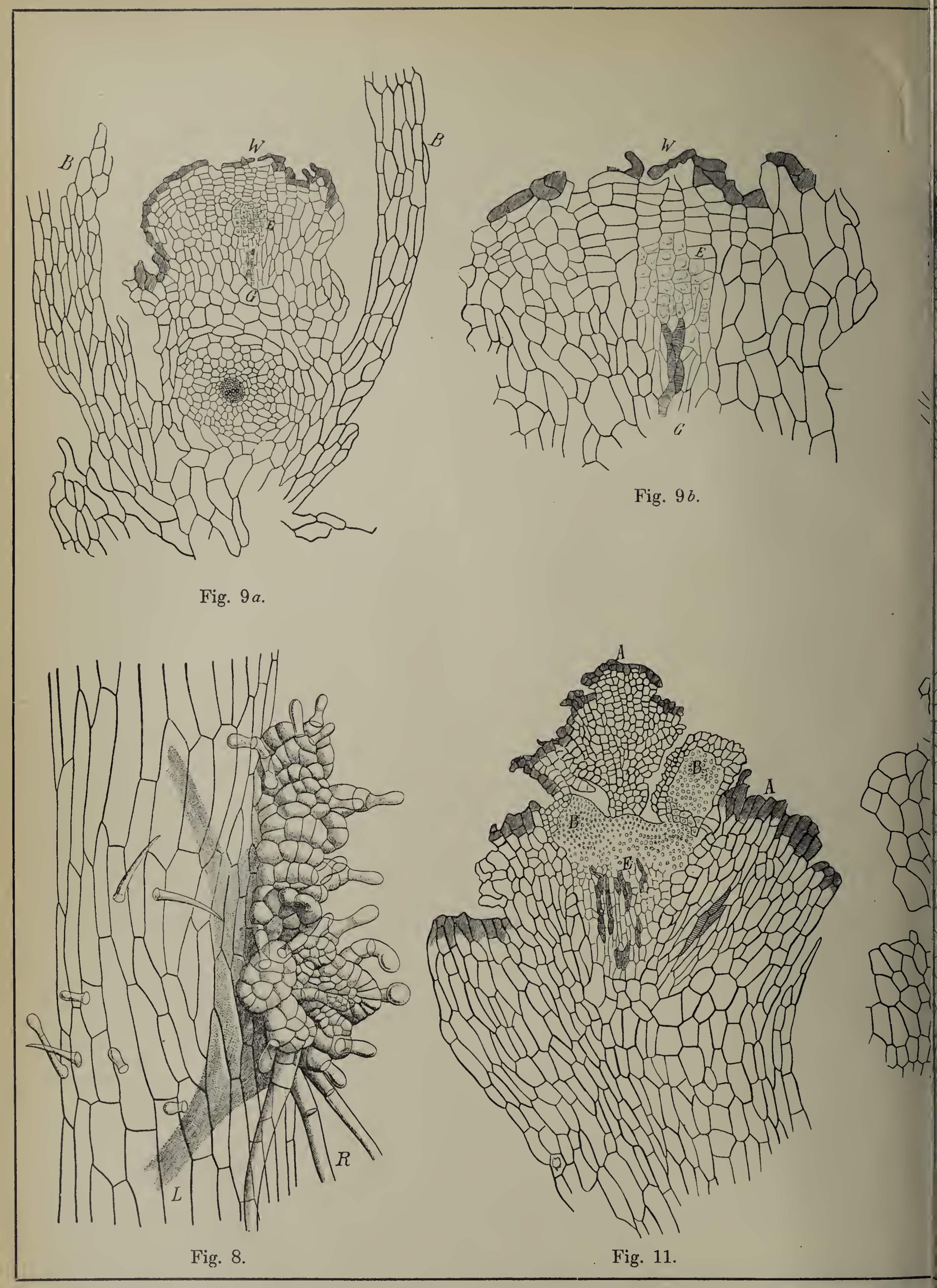


Fig. 9a.

Fig. 9b.

Fig. 8.

Fig. 11.



Fig. 10*a*.

Fig 12*a*.

Fig. 10*b*.

Fig. 12*b*.

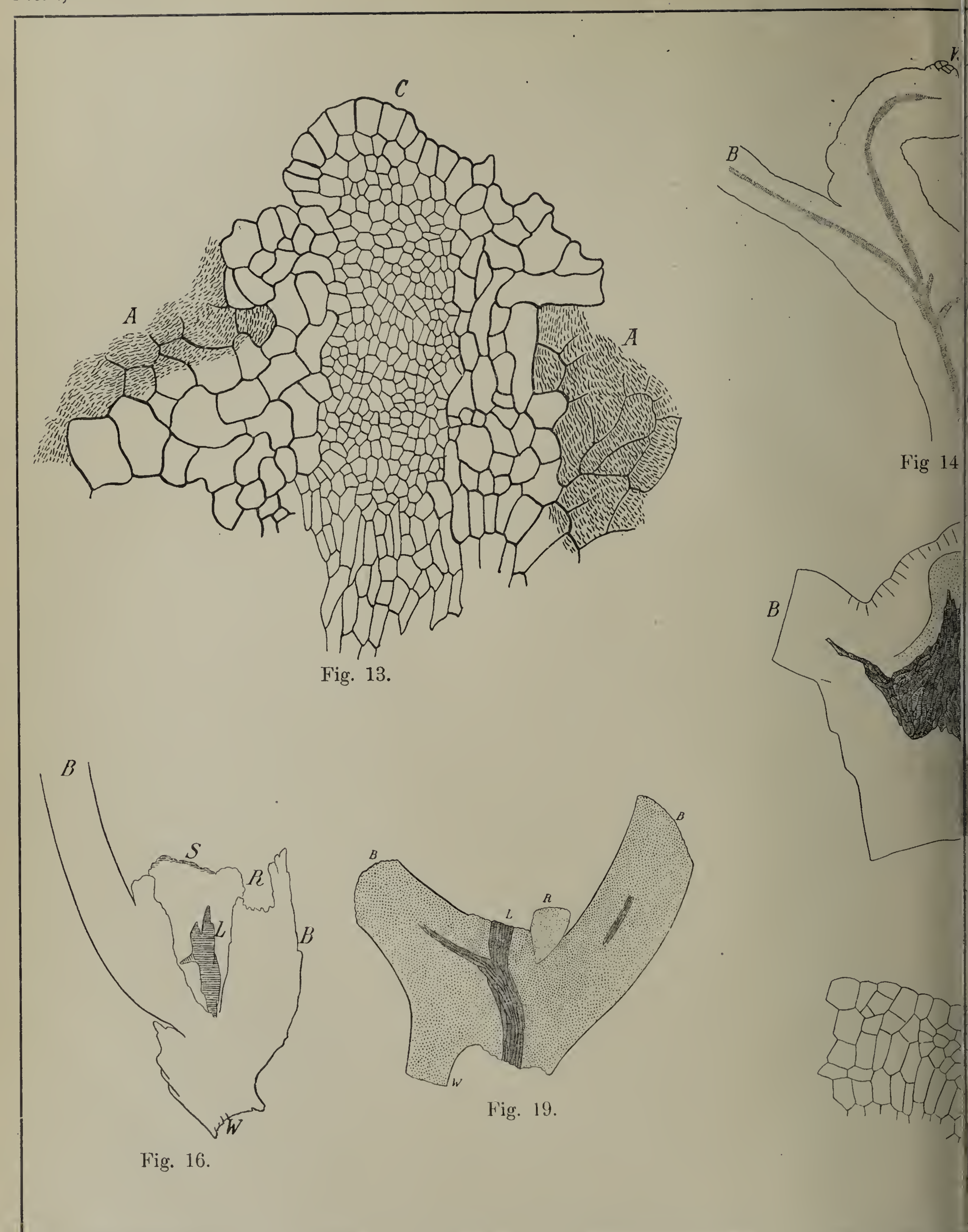


Fig. 13.

Fig 14

Fig. 16.

Fig. 19.

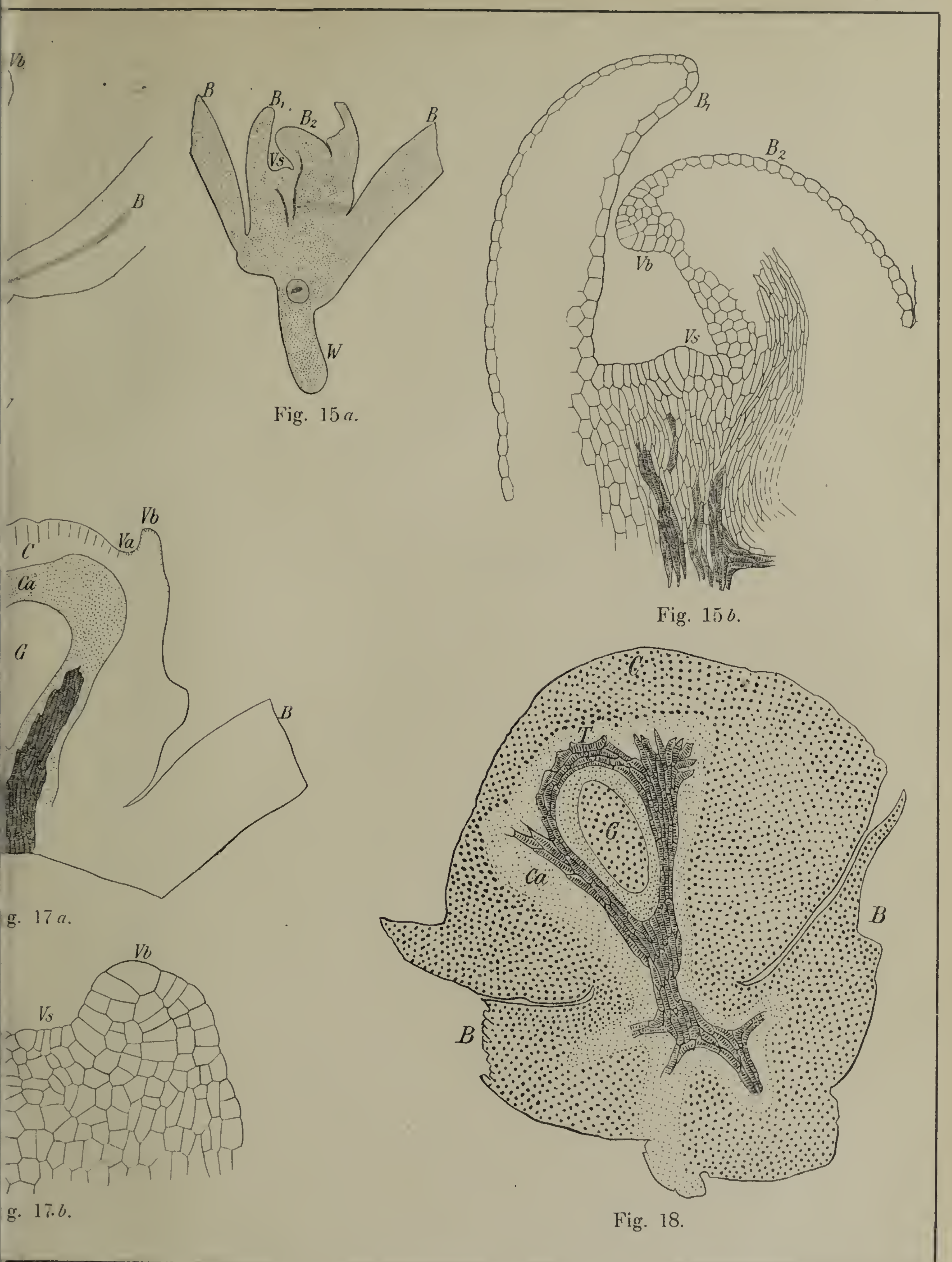


Fig. 15 *a*.

Fig. 15 *b*.

g. 17 *a*.

g. 17 *b*.

Fig. 18.

cher in Jena.



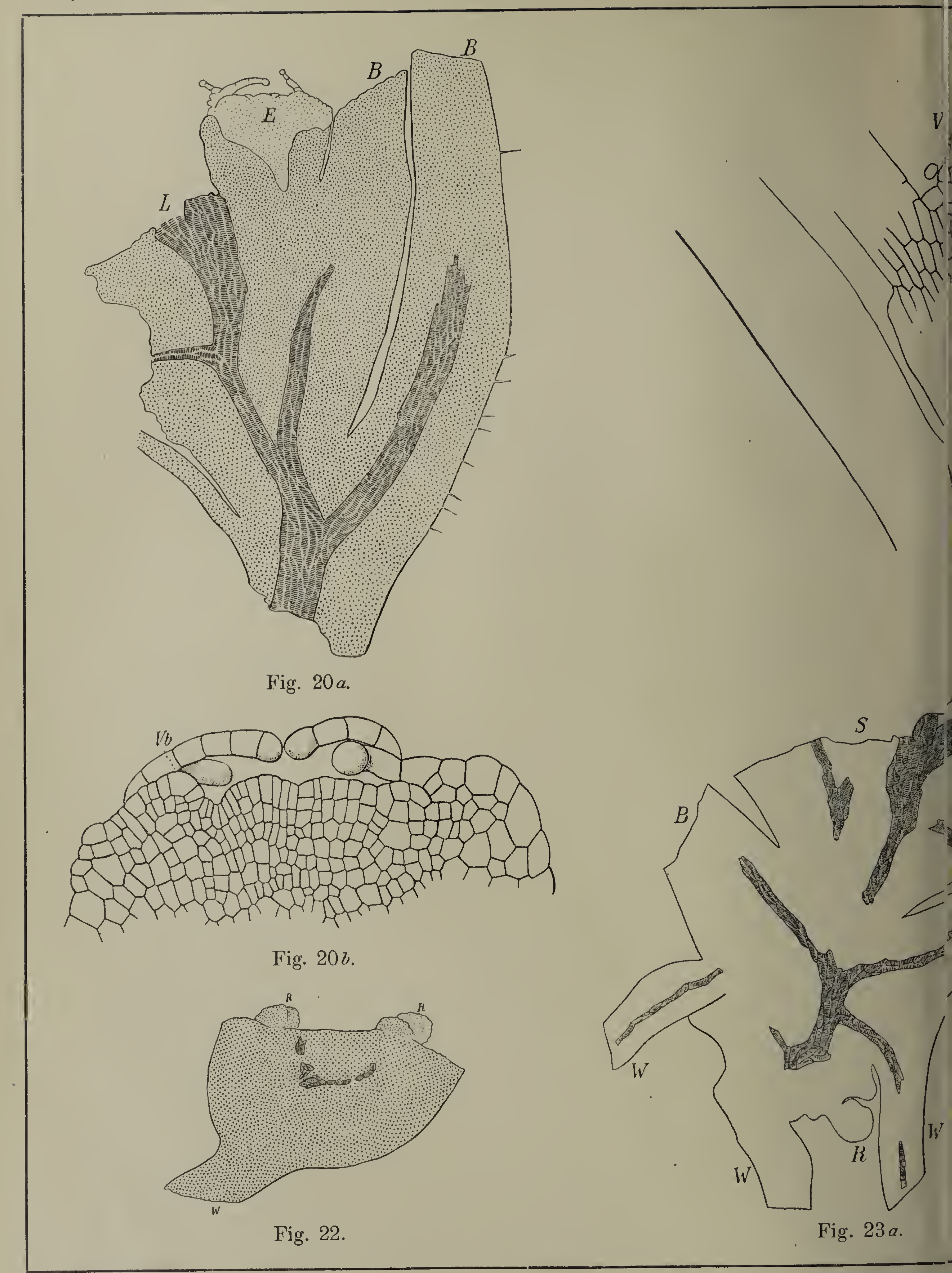


Fig. 20 *a*.

Fig. 20 *b*.

Fig. 22.

Fig. 23 *a*.

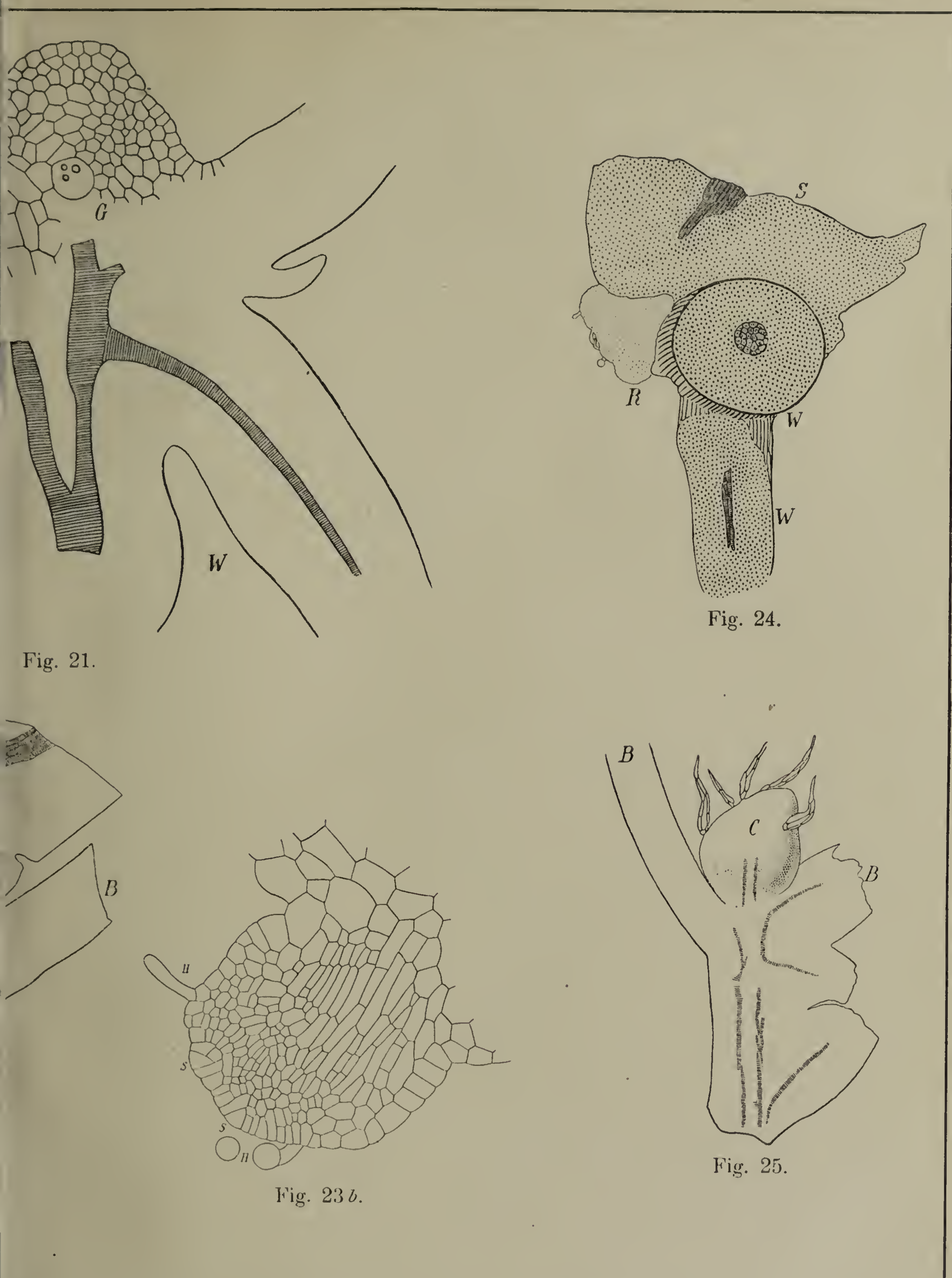


Fig. 21.

Fig. 24.

Fig. 23 b.

Fig. 25.

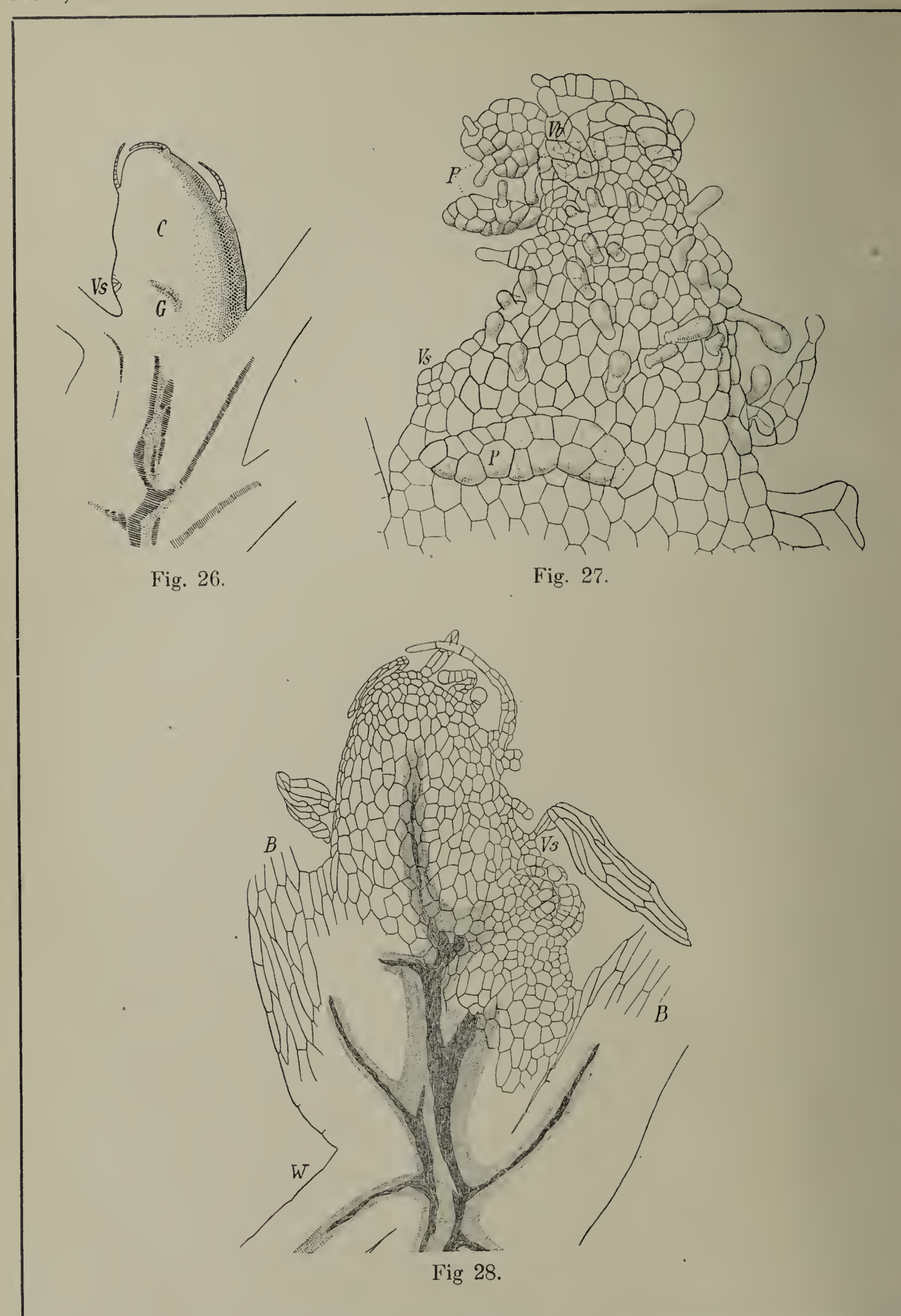
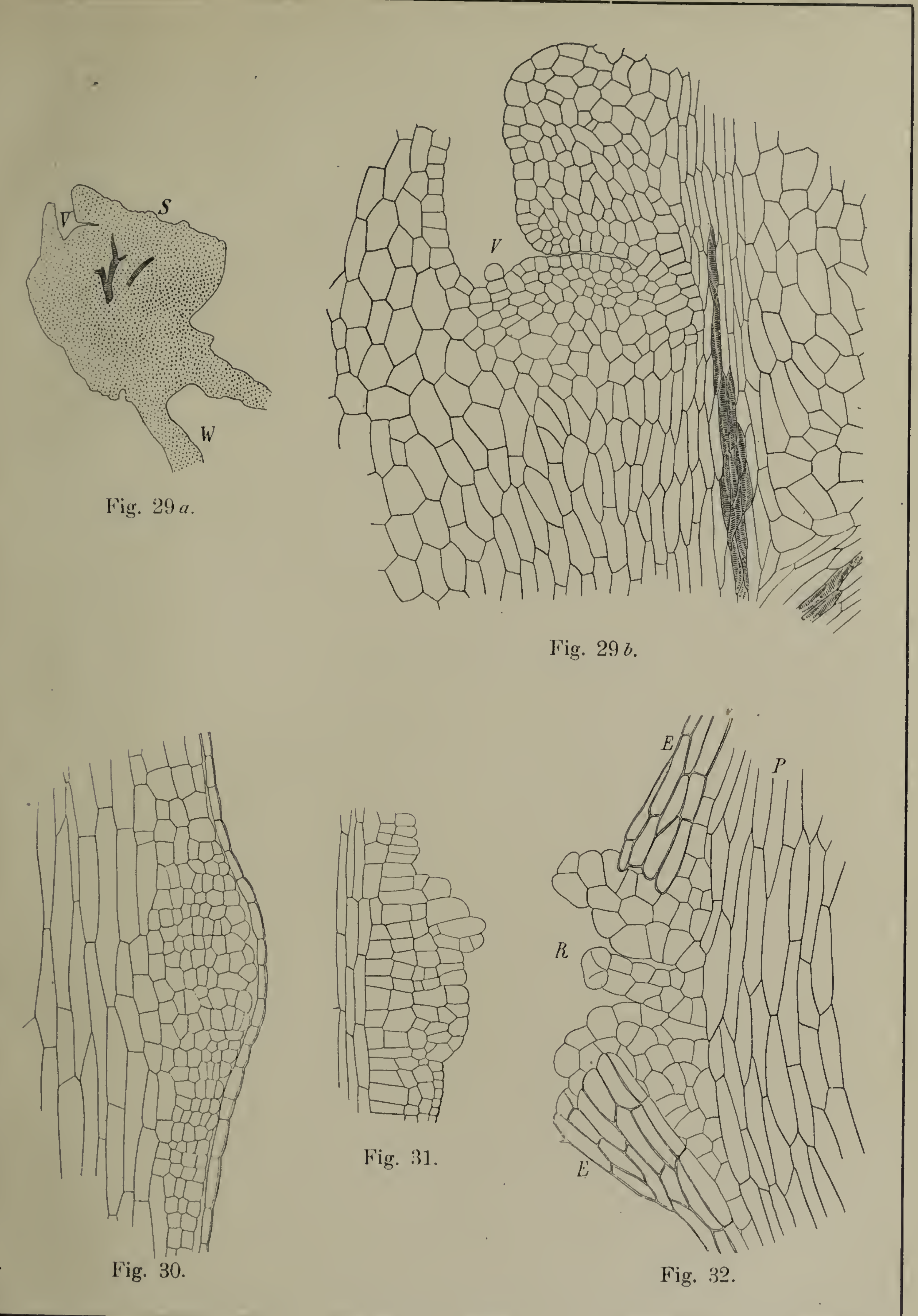


Fig. 26.

Fig. 27.

Fig 28.



scher in Jena.

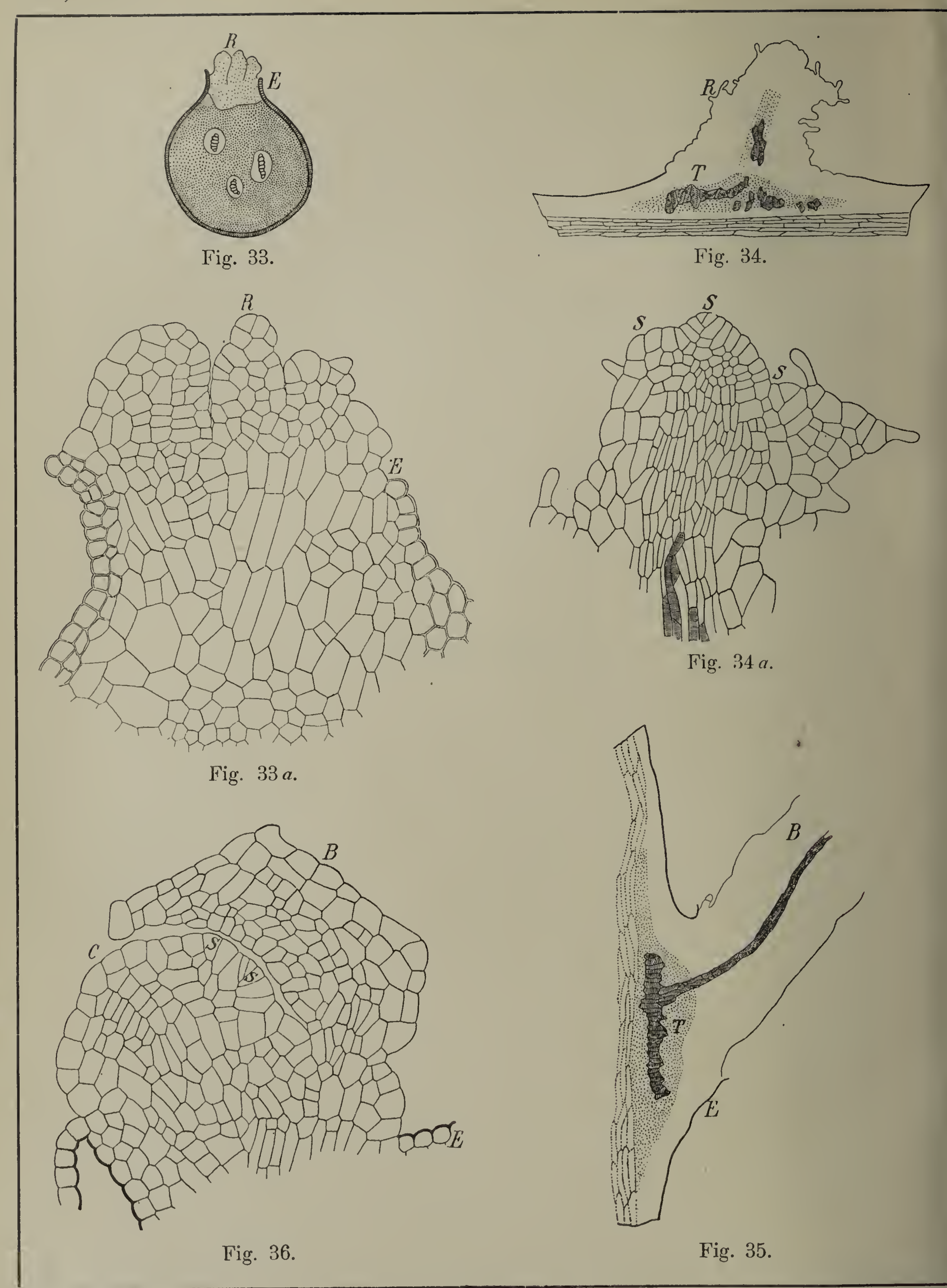


Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 33 a.

Fig. 34 a.

Fig. 36.

Fig. 35.

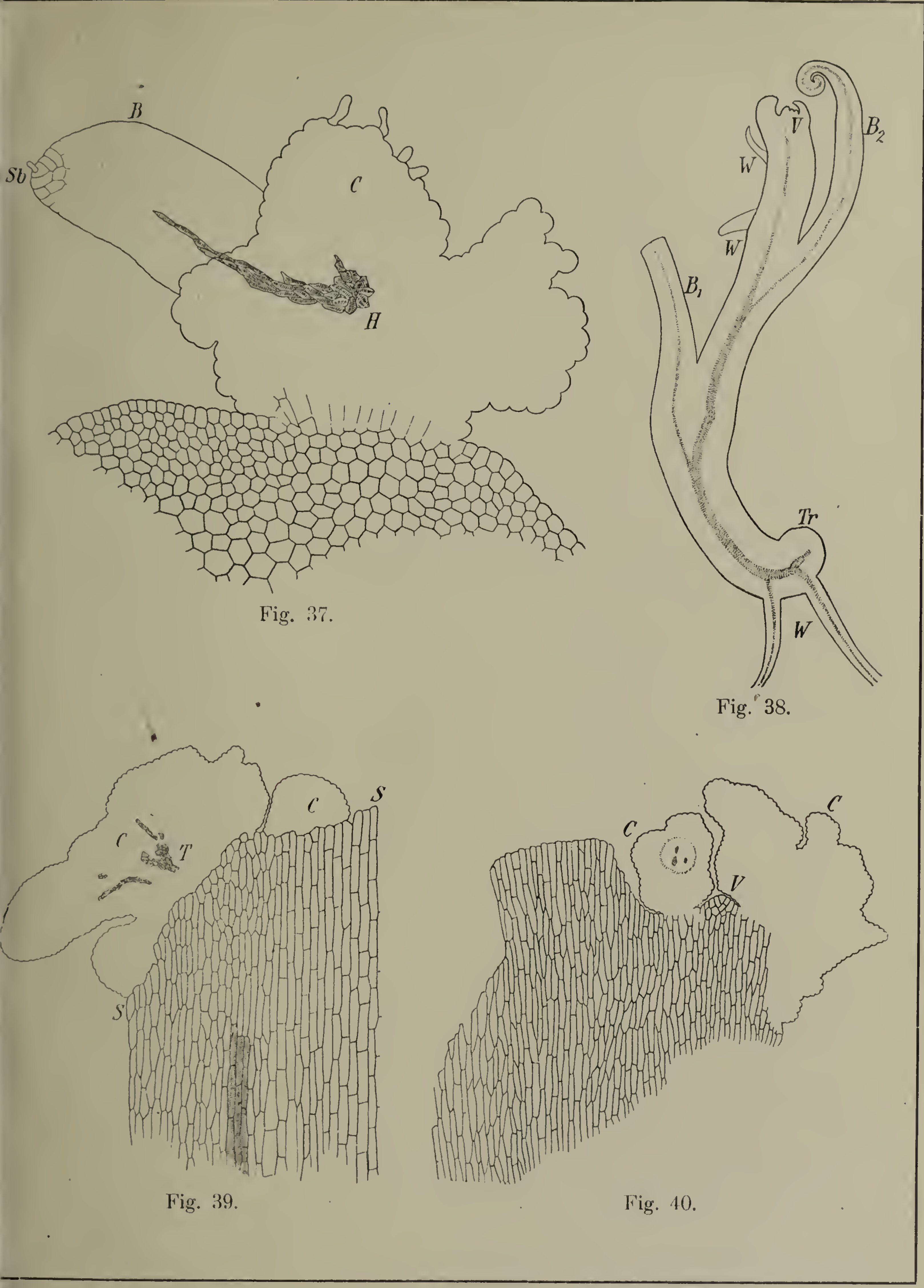
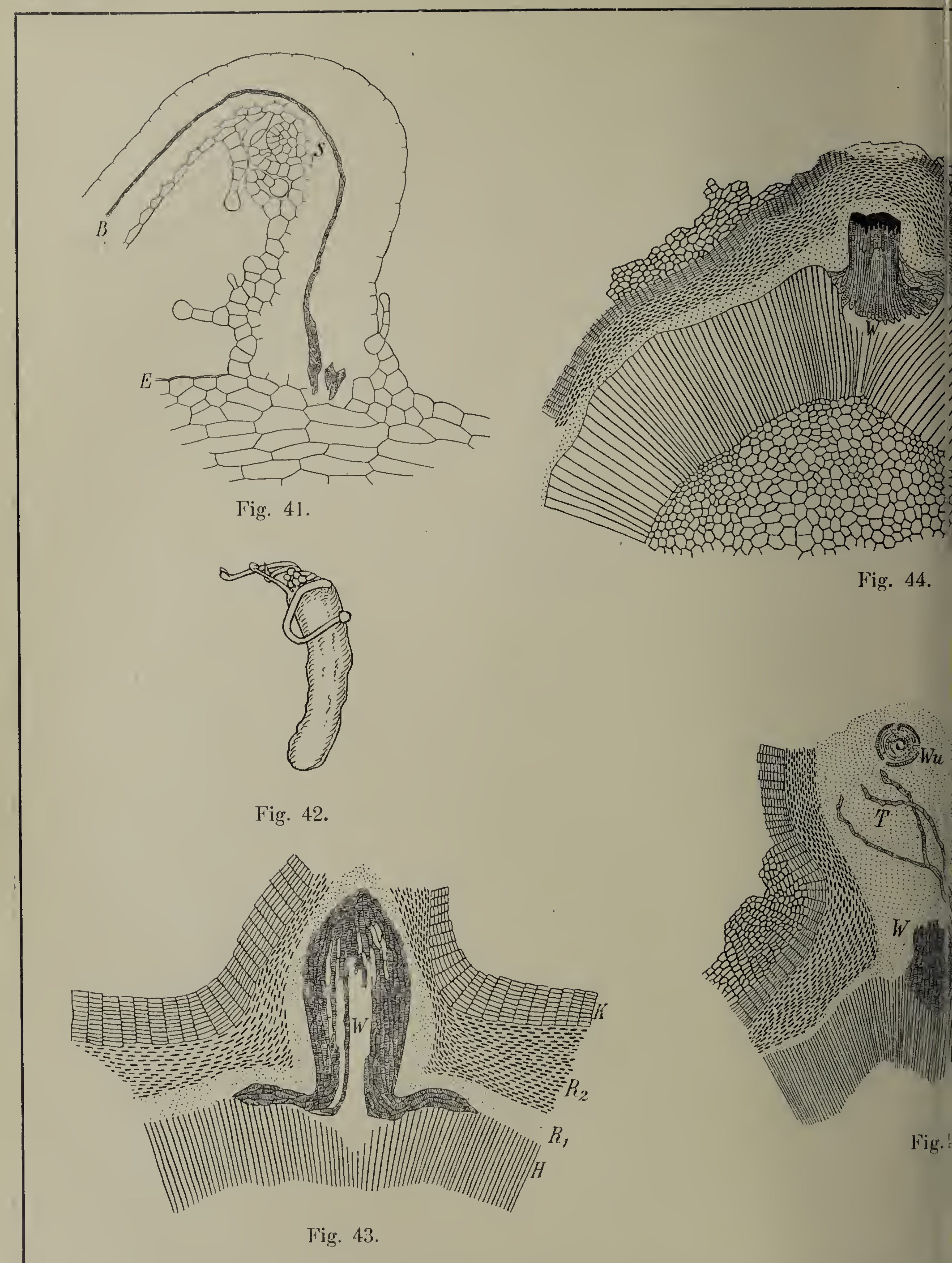


Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 40.


B
S
E
Fig. 41.
Fig. 42.
W
K
R2
R1
H
Fig. 43.
W
Fig. 44.
Wu
T
W
Fig.

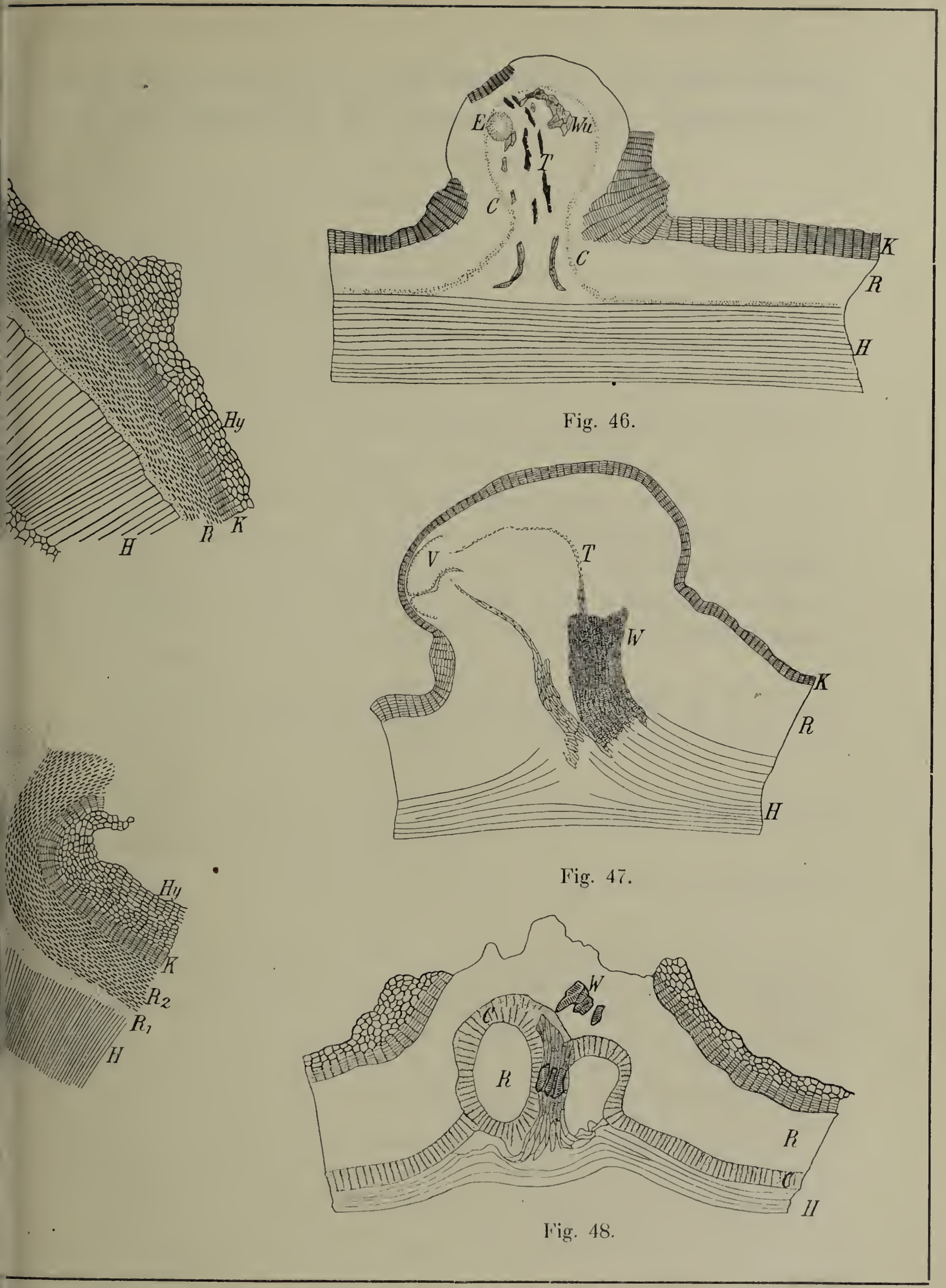


Fig. 46.

Fig. 47.

Fig. 48.

'ischer in Jena.



Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von Ulex europaeus L.

Von **Josef Zeidler.**

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

M. A. Lothelier[1]) behauptet in einer Abhandlung über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Zweige und Blätter von Dornpflanzen u. a., daß Zweige von Ulex europaeus, welche unter normalen Vegetationsbedingungen als Dornzweige anzusprechen sind, in mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre oder auch bei verminderter Lichtintensität die Tendenz zeigen, die Gestalt von normalen, beblätterten Zweigen anzunehmen oder zumindest den Dorncharakter zu verlieren.

Goebel[2]) bemerkt hierzu, daß die Angaben Lothelier's, „ihre Richtigkeit vorausgesetzt", erhebliches Interesse beanspruchen, daß sie jedoch einer Nachprüfung bedürfen, da es ihm, als er diesbezügliche Kontrolluntersuchungen selbst durchführte, nicht gelungen sei, die von Lothelier in so frappanten Bildern[3]) vorgeführten Resultate gleichfalls zu erzielen.

Lothelier ging bei seinen Versuchen in folgender Weise vor: Er bedeckte Ulex[4])-Strünke („pieds"), welche er dadurch erhielt, daß

1) M. A. Lothelier, Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. Lille 1893. Vgl. auch: Revue générale de botanique, Tome V. Paris 1890.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Teil, pag. 226. (Jena 1898, Gustav Fischer.)

3) Vgl. Lothelier, l. c. Tafel IV, Fig. 5 u. 6.

4) Ulex europaeus L. ist ein bis 1,5 m hoher Strauch mit deutlich gestielten, dreizähligen Primärblättern, deren Seitenzipfel bei den Folgeblättern allmählich schmäler werden und endlich ganz verschwinden. Das ganze, in ein stechendes Phyllodium sich umwandelnde Blattgebilde nimmt dann den Charakter eines schmallanzettlichen Trag- oder Deckblattes an. Aus den Achseln dieser Tragblätter entspringen im Laufe der weiteren Entwicklung unter normalen Wachstumsverhältnissen Seitenachsen erster und zweiter Ordnung von durchwegs dornigem Charakter. Vgl. diesbezüglich Goebel, l. c. pag. 146; Koehne, Deutsche Dendrologie, pag. 327 bis 329. Stuttgart 1893; Riepenhausen-Crangen, Stechginster, Leipzig 1899, sowie C. K. Schneider's im Erscheinen begriffenes „Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde", Bd. II, pag. 2, 57 u. 58 (Jena 1907, Gustav Fischer). Betreffs einer dornlosen Varietät dieser Art siehe Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, Bd. II (1903), pag. 206 ff.

er ausgewachsene Ulex-Stöcke etwas über dem Erdboden abschnitt, mit Glasglocken und beobachtete dann das Verhalten der an diesen Strünken entstandenen Sprosse einerseits in täglich zweimal erneuerter, durch Anwesenheit von Wasser stets feuchter Atmosphäre, andererseits in durch Gegenwart von Schwefelsäure getrockneter Luft. Ferner setzte er, um den Einfluß der Lichtintensität zu studieren, eine Gruppe von Ulex-Pflanzen direktem Sonnenlichte aus, während solche einer anderen Versuchsreihe ceteris paribus durch einen nach Norden zu offenen Zylinder vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt waren bzw. konstant im Schatten standen.

Da Goebel, wie schon erwähnt, bei seinen Kontrolluntersuchungen zu einem anderen Resultate gelangte wie Lothelier, beschloß ich [1]), die Abhängigkeit der Dornentwicklung von der Feuchtigkeit der Luft und dem Lichte bei Ulex europaeus, und zwar einerseits an Keimpflanzen [2]), andererseits an Exemplaren, welche bereits die Charaktere von ausgewachsenen Individuen aufwiesen, auf experimentellem Wege nochmals zu untersuchen.

Da Lothelier das Verhalten der Pflanzen, außer im vollen Lichte, bloß bei einer verminderten Lichtintensität studiert hat, hielt ich es für notwendig, nicht nur die Wachstumserscheinungen von in verschiedenen Stadien der Entwicklung befindlichen Pflanzen bei gänzlicher Abwesenheit von Licht [3]) zu verfolgen, sondern auch, wenigstens von älteren Pflanzen, einerseits Sproßspitzen, andererseits basal gelegene Teile allein zu verdunkeln, um etwaige Korrelationsverhältnisse feststellen zu können.

Ich benutzte zu den von mir zunächst durchgeführten Versuchen mit älteren Ulex-Pflanzen je vier möglichst gleichentwickelte, zwei-

---

1) Angeregt durch Herrn Prof. Dr. Wilhelm Figdor.

2) Dieselben weisen bekanntlich oft ganz andere Blattformen auf wie ältere Individuen. Vgl. Goebel, Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. 1896, Math.-phys. Kl. Ders., Organographie der Pflanzen 1898, I. Teil, pag. 146. Molliard führt ganz kurz an, daß Ulex-Keimlinge, in dampfgesättigter Atmosphäre gezogen, ihre Stacheln nicht gänzlich in Blätter und gewöhnliche Zweige umgewandelt hatten. S. M. Molliard, Influence de la concentration des solutions sucrées sur le developpement des piquantes chez Ulex europaeus. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences 1907, Tome CXLV, pag. 880.

3) Zweijährige Pflanzen gehen unter diesen Verhältnissen, ohne irgendwie zu wachsen, ausnahmslos zugrunde, so daß ich diese Versuche gar nicht speziell erwähnen werde.

jährige, aus Samen[1]) gezogene Topfexemplare, welche eine Höhe von durchschnittlich 60 cm aufwiesen.

Eine Gruppe (1a) wurde, Kontrollpflanzen enthaltend, unter vollkommen normalen Lichtverhältnissen in einem von Norden nach Süden orientierten, mit einem Satteldache versehenen Kalthause kultiviert. Die Temperatur daselbst war während der Monate März 14° C, im April 14,9°, im Mai 23,9°, im Juni 24,4°; die relative Feuchtigkeit betrug 87 %[2]).

Eine andere Gruppe (1 b) fand behufs Beobachtung des Einflusses der Luftfeuchtigkeit, zum Unterschiede von der vorigen, am selben Orte in einem Vermehrungskasten aus Glas Aufstellung, in welchem eine mit Wasserdampf nahezu gesättigte Atmosphäre herrschte. Die Lufttemperatur war hier eine etwas höhere als im Glashause selbst.

Bei zwei weiteren Gruppen (2a und 2b) verdunkelte ich aus den schon früher erwähnten Gründen die Sproßspitzen in einer Längserstreckung von etwa 3 dm entweder durch Hüllen aus schwarzem, lichtundurchlässigem Papier oder auch durch geräumige, den Gasaustausch und das Wachstum der Pflanzen in keinerlei Weise behindernde Kartonschachteln, in welche die zu verdunkelnden Pflanzenteile lichtdicht eingeführt wurden. Die eine dieser beiden Gruppen (2a) kultivierte ich unter normalen Feuchtigkeitsverhältnissen, die andere (2b) im Vermehrungskasten, also in feuchter Atmosphäre.

Die Pflanzen einer fünften und sechsten Gruppe (3a und 3b) wurden an der Basis bis zu 3 dm nach aufwärts durch lichtdicht passende Holzkistchen verdunkelt und eine dieser Gruppen (3a) außerhalb des Vermehrungskastens, die andere (3b) innerhalb desselben aufgestellt.

Die nachstehend beschriebenen, infolge verschiedener Umstände erst jetzt publizierten Versuche begannen im März 1907 und wurden nach dreimonatlicher Dauer abgebrochen, da nach dieser Zeit bereits deutliche Resultate vorlagen. Ich behielt jedoch sowohl einige, unter normalen Vegetationsbedingungen herangewachsene Exemplare aus Gruppe 1a als auch etliche aus Gruppe 1b (feuchte Luft bei normaler Belichtung) noch weiter in Kultur.

Die später zu besprechenden Versuche mit Ulex-Keimlingen

---

1) Das zur Aussaat gelangte Saatgut wurde von der Firma Wallpach-Schwanenfeld in Innsbruck geliefert. Lothelier gibt nicht an, woher sein Untersuchungsmaterial stammt.

2) Alle Werte im Durchschnitt genommen.

nahmen Mitte April desselben Jahres ihren Anfang und dauerten 6 Wochen.

I. Versuche mit ausgewachsenen Pflanzen.

1a. Pflanzen, unter normalen Vegetationsbedingungen kultiviert. (Kontrollgruppe.)

Es bildeten sich an allen Teilen der Pflanzen, insbesonders jedoch in der Nähe jener Stelle an der Achse, wo sich ursprünglich die Kotyledonen befanden, zahlreiche neue Sprosse. Während aber in den oberen und mittleren Teilen der Pflanzen (an Haupt- und Seitensprossen) durchwegs nur einfache, 3—5 mm breite, ungestielte Blätter auftraten, in deren Achseln sich gleichzeitig auch bereits Ansätze zu Dornen bzw. Dornzweigen zeigten, gelangten an der Basis anfangs nur zwei- bis dreizählige, mehr oder minder gestielte Blätter zur Ausbildung, deren Seitenzipfel ca. 3 mm breit waren. In ihren Achseln waren in der ersten Woche nach dem Versuchsbeginne noch keine Dornen zu sehen, in der zweiten jedoch traten sie allmählich auch hier auf und zwar zuerst an den höher inserierten Blättern, und erst später an den darunter stehenden. Mitte Juni wiesen schon sämtliche neugebildeten Blätter durchschnittlich 2 cm lange dornige Axillarsprosse auf.

1b. Pflanzen, in feuchter Atmosphäre gezogen.

Die schon zu Beginn des Versuches vorhandenen Dornen bzw. Dornzweige verlängerten sich, an Starrheit verlierend, während der dreimonatlichen Versuchsdauer von durchschnittlich 2 cm auf 3 cm. Außerdem war auch eine Verlängerung der ziemlich dicht stehenden Haare an den Blättern und Internodien um ca. 2 mm zu konstatieren[1]).

Neue Sprosse wurden bei dieser Gruppe blos wenige gebildet. Sie trugen nur einfache Blätter und in deren Achseln wohlentwickelte, weiche Dornen. Eine Umwandlung derselben zu beblätterten Zweigen oder eine Unterdrückung der Dornbildung fand nicht statt.

---

1) Bezüglich der Literatur über Haarbildung sei hier nur auf die Zusammenstellung in Pfeffer's Pflanzenphysiologie, Bd. II, pag. 139 ff., Leipzig 1904, sowie auf Jost's Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., pag. 385 u. 386 (Jena 1909, Gustav Fischer) verwiesen; vgl. ferner auch A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, pag. 35 ff. (Jena 1898, Gustav Fischer) und Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen (Jena 1904, Gustav Fischer).

Sproßspitzen verdunkelt.

2 a. Kultur bei normalem Feuchtigkeitsgehalte der Atmosphäre.

An den verdunkelten Gipfelpartien entwickelten sich innerhalb 5 Wochen mehrere etiolierte, 12—29 cm lange, armleuchterähnliche Gestalt annehmende Triebe mit durchwegs einfachen, ca. 2—3 mm breiten, anfangs dornfreien Blättern. Der Terminalsproß blieb im Wachstum sehr zurück.

Von der 6. Woche des Versuches an traten in den Achseln der neugewachsenen Blätter allmählich weiche Dornen auf, die schließlich eine Länge von 2—2,5 cm erreichten.

Nach Ablauf von weiteren 3 Wochen begannen die neugebildeten Sprosse, ohne daß die Pflanzen etwa an Wassermangel gelitten hätten, zu vertrocknen; Anfang Juni waren sie bereits vollständig eingegangen.

An den nichtverdunkelten Partien entwickelten sich äußerst üppige Sprosse mit anfangs dornfreien, später jedoch gleichfalls dorntragenden, zwei- bis dreizähligen Laubblättern wie bei Gruppe 1 a.

2 b. Kultur in feuchter Luft.

Die bei Einleitung des Versuches ca. 2 cm langen Dornen verlängerten sich, an Starrheit einbüßend, sowohl innerhalb als außerhalb der Verdunklungshülle bis zu ca. 3 cm. Wie bei Gruppe 1 b, war auch hier eine gleichzeitige Verlängerung der Blatt- und Dornhaare zu beobachten. Die an den verdunkelten Sprossen entstandenen schmallanzettlichen, ca. 2—3 mm breiten Blätter zeigten die gewöhnlichen Etiolementserscheinungen.

Schon nach vierwöchentlicher Versuchsdauer fingen die jungen vergeilten Blätter an zu faulen; Anfang Mai waren sie bereits sämtlich zugrunde gegangen.

Die nichtverdunkelten Pflanzenteile entwickelten sich wie bei Gruppe 1 b.

Von einer Umwandlung der Dornen bzw. Dornzweige zu beblätterten Sprossen war nichts zu beobachten.

Basis der Pflanzen verdunkelt.

3 a. Kultur in normaler Luft.

Aus dem verdunkelten basalen Teile der Pflanzen entwickelten sich innerhalb 5 Wochen mehrere neue etiolierte Sprosse, die eine auffallende Länge (6,5—17,7 cm) erreichten und anfangs ca. 3 mm breite, lanzettliche, einfache Blätter ohne Dornen trugen. Bei einer Versuchspflanze zeigten sich beim Auftreten dieser einfachen Blätter

in der verdunkelten Partie gleichzeitig auch schon vereinzelte Dornen, während bei einer anderen Pflanze an der verdunkelten Basis nicht einfache, sondern sehr kleine, nur 0,5—0,9 cm lange, dreizählige Blätter ohne Dornen gebildet wurden, deren Seitenzipfel ca. 2 mm breit waren. Schon nach zwei weiteren Wochen waren in den Achseln aller neugebildeten Blätter auch bereits Dornen zu beobachten, während die Blätter selbst allmählich abstarben.

Die nichtverdunkelten, in den oberen und mittleren Partien der Pflanzen entstandenen Sprosse zeigten normale Wachstumsverhältnisse wie bei der Kontrollgruppe 1a.

3b. Kultur in feuchter Luft.

Die Dornen, sowie die Dorn- und Blatthaare sowohl der verdunkelten als auch der nichtverdunkelten Partien verlängerten sich wie bei den Gruppen 1b und 2b, doch fand auch hier eine Umwandlung der Dornen in beblätterte Sprosse an den nichtverdunkelten Pflanzenpartien nicht statt.

An der verdunkelten Basis der Pflanzen entwickelten sich mehrere etiolierte, ca. 4,5 cm lange Neusprosse, an welchen, in Abständen von 5—6 mm, durchwegs nur dreizählige Blätter mit ca. 2 mm breiten Seitenzipfeln zur Ausbildung gelangten.

Bei diesen Blättern traten, im Gegensatze zu allen übrigen, in den Achselstellen die Dornen erst nach Ablauf der sechsten Woche, also verhältnismäßig spät, auf. Nachher stellten sich an der verdunkelten Basis Fäulniserscheinungen ein, die schließlich das Zugrundegehen sämtlicher etiolierter Neusprosse nach sich zogen. Die nichtverdunkelten Pflanzenpartien zeigten dieselben Wachstumsverhältnisse wie bei Gruppe 1b und 2b.

II. Versuche mit Keimpflanzen.

Außer den eben beschriebenen Versuchen mit bereits dorntragenden, zweijährigen Ulex-Pflanzen stellte ich am selben Orte auch Versuche mit aus Samen gleicher Provenienz herangezogenen Keimlingen an, bei welchen die Entwicklung von beblätterten Sprossen an Stelle der Dornen im Bereiche der Möglichkeit lag. Ihrer Kleinheit wegen — die Keimpflänzchen waren zu Beginn des Versuches kaum 2 cm hoch — konnte ich eine nur partielle Verdunkelung nicht durchführen; es wurden daher die ganzen Individuen durch darübergestürzte Tongefäße dem Einflusse des Lichtes entzogen.

Ich stellte vier Versuchsreihen, aus möglichst gleichgestalteten Pflanzen bestehend, auf. Je vier Pflanzen bildeten eine Reihe.

Gruppe A bestand aus Pflanzen, die sich unter normalen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen entwickelten: sie diente als Kontrollgruppe; Gruppe B umfaßte nichtverdunkelte Pflanzen, kultiviert in dem bereits früher erwähnten Vermehrungskasten, in feuchter Luft; Gruppe C enthielt verdunkelte Pflanzen, kultiviert in normaler Luft[1]); Gruppe D bestand aus verdunkelten Pflanzen, kultiviert in der feuchten Luft des Vermehrungskastens.

Licht-Kulturen.

A. Normale Vegetationsbedingungen.

Die zu dieser Gruppe vereinigten Pflänzchen trugen zu Beginn des Versuches — wie alle übrigen — außer den beiden Kotyledonen nur je ein dreizähliges Blattpaar. Es entwickelten sich während eines Zeitraumes von ca. 6 Wochen durchschnittlich je 24 kurzgestielte, meist dreizählige, dornfreie Laubblätter, die voneinander etwa 1 cm abstanden. Nur ganz vereinzelt wechselten dreizählige mit zweizähligen Blättern ab. Erst vom 25.—26. Blatte an traten in den Achseln der allmählich zur Ausbildung gelangten Blätter Dornen bzw. Dornsprosse auf. Nachher entwickelten sie sich auch bei den anfangs dornfrei gebliebenen Blättern, und zwar zuerst an den höher inserierten und erst später an den darunter befindlichen. Nach Entfaltung des 24.—25. dreizähligen Blattes wurden weitere dreizählige, dornfreie Blätter nicht mehr ausgebildet; nunmehr traten bei gleichzeitiger Reduktion der Blattspreiten stets zweizählige und etwa nach dem 36. Blatte nur noch einfache, ungestielte, schmallanzettliche Blätter auf, die sofort bei ihrem Entstehen auch schon weiche Axillardornen aufwiesen.

B. Feuchte Luft.

Die Pflanzen dieser Gruppe unterschieden sich nach Ablauf der Versuchszeit von jenen der Gruppe A durch gestrecktere Internodien (um ca. 3 mm) und durchschnittlich 2 mm längere Dornen; letztere kamen nach erfolgter Ausbildung des 23.—24. Blattes zum Vorschein.

Von Mitte April bis Anfang Juli hatten sich an jeder Pflanze durchschnittlich 38 Blätter entwickelt. Eine Unterdrückung der Dornbildung fand nicht statt.

---

1) Bei dieser Gruppe war infolge des Umstandes, daß die Keimlinge zeitweise begossen werden mußten und das über sie gestürzte Tongefäß ein rasches Entweichen des gebildeten Wasserdampfes verhinderte, die Atmosphäre jedenfalls etwas feuchter als unter normalen Verhältnissen.

Dunkel-Kulturen.

C. Normale Atmosphäre.

An den zu Beginn des Versuches je ein Blattpaar aufweisenden Pflänzchen dieser Gruppe bildeten sich nur je 3—4 etiolierte, dreizählige Blätter, die schon nach kaum 4 Wochen von Pilzen befallen wurden. Nach 5 Wochen gingen sämtliche Individuen ein, ohne vorher auch nur einen einzigen Dorn ausgebildet zu haben.

Gegen Ende Mai ersetzte ich die eingegangenen Pflänzchen durch andere Exemplare aus der unter normalen Wachstumsverhältnissen vegetierenden Pflanzengruppe A. Aber auch diese gingen nach derselben Zeit und in gleicher Weise zugrunde wie die früheren.

D. Feuchte Atmosphäre.

Die Pflanzen dieser Gruppe gingen, ohne auch nur ein einziges neues Blatt gebildet zu haben, ausnahmslos schon nach 3 Wochen zugrunde und ebenso die hierauf aus Gruppe A herübergenommenen Ersatzexemplare.

III. Weitere Beobachtungen.

An den im Jahre 1907 bei Gegenwart von Licht in nahezu konstant feucht gehaltener Atmosphäre kultivierten (vgl. pag. 4 dieser Arbeit) und von mir am selben Orte auch noch weiter belassenen Ulex-Pflanzen war im Spätherbste desselben Jahres und auch der folgenden sowie zu Beginn einer jeden neuen Vegetationsperiode eine auffallende Erscheinung zu beobachten.

Obgleich die Möglichkeit einer konstanten Weiterentwicklung der Pflanzen unter den erwähnten Vegetationsverhältnissen gegeben war, hatten diese im Herbst ihr Wachstum bis zu einem gewissen Grade eingestellt, und zwar in der Weise, daß an den einzelnen Sproßspitzen Abschlußknopsen[1]) auftraten, die von den zuletzt entstandenen und unmittelbar darunter befindlichen Blättern gebildet erschienen.

Als nun im nächsten Frühjahre diese Pflanzen in neuerliche Vegetationstätigkeit traten, entwickelten sich zunächst nur einfache, ca. 7 mm breite, also verhältnismäßig große Blätter, die längere Zeit hindurch durchwegs dornfrei blieben. Es gewährte ein eigentümlich kontrastierendes Bild, wenn man diese breiten Blätter mit den darunter inserierten schmallanzettlichen verglich, die sich noch während der vorausgegangenen Vegetationsperiode gebildet hatten. Infolge dieser Merkmale war der Zuwachs jeder einzelnen Vegetationsperiode sehr leicht zu erkennen.

1) Die Internodien waren stark gestaucht.

An einigen, während der letzten und vorletzten Vegetationsperiode gewachsenen Zweigstücken entwickelten sich überdies unterhalb der Blätter (nicht in deren Achseln) spontan neue Sprosse und an diesen ebenfalls längere Zeit hindurch dornfrei bleibende ungeteilte Blätter, die verhältnismäßig groß waren. Ganz die gleiche Erscheinung war auch bei zwei anderen Exemplaren derselben Pflanzengruppe (1 b) zu konstatieren, die nach Abschluß des auf pag. 4 beschriebenen Versuches aus dem Vermehrungskasten entfernt und in einem dauernd beschatteten, normale Luft führenden Raume bei einer durchschnittlichen Temperatur von 8—10° C überwintert wurden.

Zusammenfassung.

Wenn man die Resultate der vorhergehend beschriebenen Versuche, durchgeführt an Ulex europaeus, überblickt, so ergibt sich hauptsächlich folgendes:

1. Die Dornbildung wurde nicht nur an in feuchter Atmosphäre, sondern auch bei partiell verdunkelt gehaltenen Pflanzen zwar etwas gehemmt, nicht aber auf die Dauer unterdrückt, Verhältnisse, die schon Goebel[1]) im Gegensatze zu Lothelier konstatiert hat. (Keimlinge sowie ältere Pflanzen gehen bei vollständiger Verdunklung verhältnismäßig rasch zugrunde.)

2. Typische, mehr oder minder flächenförmig gestaltete Laubblätter (ohne Dornen) bilden sich nicht nur an den basal gelegenen Teilen der Haupt- und Seitensprosse, sondern auch an älteren Individuen im Laufe der Kultur in feuchter Atmosphäre (und manchmal auch in normaler) an den zu unterst gelegenen Partien der verschiedenen Jahrestriebe. Hierdurch erscheint die ontogenetische Entwicklung der ganzen Pflanze bis zu einem gewissen Grade an den einzelnen, während einer Vegetationsperiode gebildeten Sprossen realisiert.

Die Ursache der Ausbildung von typischen Laubblättern, welche Lothelier bei der Kultur von Ulex-Pflanzen in feuchter Luft oder auch bei verminderter Lichtintensität beobachten konnte, liegt wohl darin, daß derselbe nicht unverletzte Pflanzen, sondern aus Ulex-Strünken hervorgegangene Sprosse zu seinen Versuchen benutzt hat[2]).

Die von Lothelier in Bildern vorgeführten belaubten Sprosse sind, meiner Ansicht nach, nichts anderes als Jugendformen bzw. Rückschlagssprosse im Sinne Goebel's.

---

1) Goebel, Organographie, l. c., I. Teil, pag. 146—150 u. 227.

2) Dies ist auch der Fall bei Lothelier's Versuchen mit Berberis vulgaris L. gewesen.

Über die Wirkung von Strontiumsalzen auf Algen.

Von **Oscar Loew.**

Da die Ähnlichkeit zwischen Kalzium- und Strontiumsalzen in chemischer Beziehung eine sehr weitgehende ist, eine Ähnlichkeit, welche weit größer ist, als die zwischen Kalium- und Natriumsalzen, so hat man es früher für möglich erachtet, daß ein Ersatz von Kalzium durch Strontium in physiologischer Beziehung stattfinden könne.

Die ersten Versuche in dieser Richtung wurden am tierischen Organismus angestellt und zwar mit Hinsicht auf die Knochenbildung, und hier konstatierten sowohl Max Cremer als Weiske, daß eine Vertretung hier nicht stattfinden könne, denn die jungen wachsenden Tiere wurden rhachitisch, die Knochen blieben weich, als der Kalkgehalt der Nahrung durch Strontiumverbindungen ersetzt wurde. Dieses Resultat wäre unverständlich, wenn die Funktion des Kalkes in Knochen lediglich darin bestände, daß er als Phosphat die Festigkeit des Knochens bedinge, denn dazu wäre das Tristrontiumphosphat gewiß ebensogut zu gebrauchen als das Trikalziumphosphat. Es muß hier ein weiterer wichtiger Umstand mitspielen, der die Funktionen der knochenbildenden Zellen beeinflußt und wobei die Kalksalze eben nicht durch Strontiumsalze ersetzbar sind.

Strontiumsalze sind verhältnismäßig ungiftig für das Tier, denn sogar bei intravenöser Injektion von bis zu 1 g auf 20 kg Lebendgewicht beim Hunde erwies es sich nicht als schädlich. Es können ferner bis zu 3 g per os gegeben werden, ohne eine andere Wirkung als eine diuretische zu erzeugen[1]. Bei Kaninchen beobachtete dagegen Burgassi[2] eine schwach toxische Wirkung von Strontiumsalzen.

Was niedere Tiere betrifft, so hat Herbst[3] gezeigt, daß bei der Entwicklung von Seeigeleiern Kalziumsalze weder durch Strontium- noch durch Bariumsalze ersetzt werden können.

An grünen Pflanzen wurden zuerst vom Schreiber dieses[4] im Jahre 1892 diesbezügliche Versuche angestellt, welche ergaben, daß

---

1) Laborde, Jahresber. f. Tierchem., Bd. XX, pag. 63.

2) Ibid. 1907, pag. 587.

3) Arch. f. Entwicklungsmechanik 1895.

4) Flora 1892, pag. 392.

selbst nach mehreren Wochen bei Zimmertemperatur sich keine Giftwirkung an Spirogyra beobachten läßt, wenn in der vollen Nährlösung das Kalziumnitrat durch Strontiumnitrat ersetzt wird, wohl aber tritt bei 28° C eine Schädigung und allmähliches Absterben ein. Der Schluß, daß Strontium das Kalzium auch bei Spirogyren nicht ersetzen könne, war somit berechtigt und Molisch, welcher bald darauf ebenfalls solche Versuche ausführte, gelangte ebenfalls zum selben Schluß. Dieser Autor aber erwähnte außerdem noch die interessante Erscheinung, daß die Bildung der Querwand bei der noch hie und da stattfindenden Zellteilung unvollständig blieb, wenn Strontiumsalze statt Kalziumsalze oder sogar neben Kalziumsalzen vorhanden waren [1]. In solchen Fällen schien somit die Tätigkeit des Zellkernes durch Strontium beeinflußt, denn es ist lediglich die Querwand und nicht die äußere Zellwand, welche eine Veränderung zeigt. Auch Versuche an Bohnenkeimlingen führten Molisch zum Schluß, daß ein physiologischer Ersatz von Kalzium durch Strontium bei Pflanzen nicht möglich sei.

Bald darauf stellte Haselhoff [2] Versuche mit Phaseolus und Zea an, indem er die Zufuhr von Kalk allmählich verminderte, die von Strontian aber nicht. Unter dieser Bedingung wurde keine Giftwirkung beobachtet, weshalb der Autor eine Vertretung von Kalzium durch Strontium im Pflanzenkörper für möglich erachtete.

Daraufhin wurden von mir Versuche mit Zweigen von Tradescantia [3] angestellt, welche wieder ergaben, daß eine solche Vertretung unmöglich ist, in Übereinstimmung mit der Beobachtung von Molisch am Bohnenkeimling. Nach 6 Wochen bei 10—14° waren ans den in Kalziumnitrat (0,2 %) befindlichen Zweigen bis zu 3,5 cm lange normale Würzelchen entwickelt, während unter dem Einflusse von Strontiumnitrat (0,2 %) nur ganz hurze gebräunte Stummeln zu sehen waren. Auch bei gleichviel Kalzium- und Strontiumnitrat, gleichzeitig dargeboten, war eine hemmende Wirkung des letzteren unverkennbar; denn die Wurzeln blieben kleiner und die Wurzelhaare waren weniger und kürzer als im Kontrollversuch. Selbst bei einer Verdünnung des Strontiumnitrats auf 0,1 % blieben die Würzelchen weit kleiner als im Kontrollversuch mit Kalziumnitrat und ihre allmähliche Bräunung zeigte ihr Absterben an. Die Wurzelhaare waren sehr klein und vereinzelt,

1) Wiener Akad. Ber. 1895, Bd. CIV. Ich hatte diese Erscheinung ebenfalls gesehen, aber damals für Zufall gehalten.

2) Landw. Jahrb., Bd. XXII, pag. 853.

3) Botan. Zentralbl. 1898, Bd. LXXIV.

während im bloßen destillierten Wasser zahlreich und allerdings weniger lang und dicht als bei 0,1 % Kalziumnitrat.

Weitere Versuche, in welche auch die Wirkung von Bariumsalzen einbezogen wurde, wurden auf meine Anregung hin von U. Suzuki unternommen und zwar an Keimlingen von Hordeum und Fagopyrum und mit Zweigen von Phlox, Rubus und Coreopsis. Es ergab sich, daß Barium schädlicher wirkt als Strontium und unter dem Einflusse des Bariumnitrates eine allmähliche Gelbfärbung der Blätter wie beim Etiolieren eintrat. In der normalen Lösung mit Kalziumnitrat fand eine gesunde und kräftige Entwicklung statt, während die Keimlinge bei Strontium- und Bariumnitrat und Ausschluß von Kalziumsalzen nach 19 Tagen ein so kümmerliches Aussehen hatten, daß der Versuch beendet wurde. Die Stengel waren so schwach, daß sie sich zur Seite neigten, neue Blätter kamen nicht mehr zum Vorschein, die Kotyledonen fielen vor der Zeit ab und die Wurzelentwicklung war völlig sistiert. Es ergab sich ferner auch hier, daß bei partiellem Ersatz von Kalzium durch Strontium die schädliche Wirkung des letzteren verzögert wurde. Bei den oben erwähnten Zweigen fielen unter dem Einflusse von Barium und Strontium die Blätter ab und neue Blätter entwickelten sich nicht, während unter dem von Kalzium die Blätter gesund blieben und neue zur Entwicklung kamen.

In jüngster Zeit hat Hager[1]) Versuche angestellt, welche den Einfluß von Barium und Strontium bei gleichzeitiger Anwesenheit von Kalzium zeigen sollten. Ein armer Sandboden mit 0,027 % CaO und 0,0117 % MgO erhielt z. B. auf 10 kg einen Zusatz von 2,5—7,5 g Kalk als Karbonat und 4,6—13,8 g Strontian ebenfalls als Karbonat. Im Haferstroh wurde dann bei einem dargebotenen Verhältnis von CaO:SrO = 1:4,6 ein Aschengehalt von 10,02 % mit dem Verhältnis 5,60 CaO zu 3,47 SrO oder wie 1:0,62 gefunden. War ferner im Boden das Verhältnis CaO:BaO = 1:6,8, so lieferte das erzeugte Haferstroh bei 8,82 % Asche das Verhältnis 4,56 CaO:3,65 BaO oder 1:0,8.

Bei einem dargebotenen Verhältnis CaO : SrO = 1 : 4,6 enthielten die erhaltenen Gerstenkörner das Verhältnis 1 : 0,12, die Haferkörner 1 : Spur, die Pferdebohnensamen 1 : 0,33 und die Senfsamen 1 : 1,08.

Es ging also auch in die Samen ein ganz anderes Verhältnis von Kalk zu Strontian über, als den Wurzeln dargeboten war; Strontian

---

1) Kulturversuche mit höheren Pflanzen über die Aufnahme von Strontium, Barium und Magnesium. Leipzig 1909.

ging in die Samen noch schwerer über, als in die Blätter. Mit dem Eintritt von Strontian in die Pflanze war jedoch öfters eine Steigerung der Produktion verbunden (Reizwirkung); bei dem oben erwähnten Verhältnis im Boden aber ergab sich eine bedeutende Depression der Ernte, welche bei Gerstenkörnern 51 %, bei Pferdebohnen 35 % betrug.

Die Barytdüngung wirkte in der Regel stark ertragsmindernd, nur beim Haferstroh war eine Steigerung zu bemerken. Bei Gerstenkörnern sank der Ertag von im Kontrollfall 100 g auf 8 g; bei Buchweizen von 100 g auf 6,59 g. Barium ging in die Samen gar nicht über, mit Ausnahme beim Senf, wo er vielleicht aber nur in der Schale war [1]).

Der Grund, warum Barium das Kalzium physiologisch nicht zu ersetzen vermag, könnte darin gesucht werden, daß die Assimilation des Schwefels bei der Eiweißbildung verhindert werden kann, da Bariumsalze die Schwefelsäure der aufgenommenen Sulphate unlöslich machen können. Auffällig muß es daher erscheinen, daß bei Darbietung von Bariumsalzen neben Kalziumsalzen überhaupt noch ein Wachstum möglich war, es ließen sich wohl Suzuki's Resultate bei Kalziumausschluß, aber kaum die Hager's bei gleichzeitiger Kalziumzufuhr mit jener Ansicht erklären; bei letzterem Falle müßte man höchstens annehmen, daß bei den Zuständen in den Pflanzenzellen genügend Bariumsulfat kolloidal gelöst bleibt, um die Assimilation des Schwefels dem Protoplasma bei der Eiweißbildung zu ermöglichen. Wenn aber diese Ansicht richtig wäre, dann müßte man für Suzuki's Resultate der Bariumwirkung beim Kalziumausschluß eine andere Erklärung, als die obige suchen. Bei der Annahme, daß Kalziumverbindungen lediglich für die Membranbildung nötig seien, erscheint die absolute Unmöglichkeit der physiologischen Vertretung von Kalzium durch Barium oder Strontium schwer begreiflich, ebenso als bei der Annahme, daß Kalzium lediglich Oxalsäure oder andere Säuren, welche im Stoffwechsel auftreten, durch ihre Ausfällung unschädlich zu machen hätten; denn Barium- und Strontiumsalze dieser Säuren sind ebenfalls ziemlich schwer löslich, jedenfalls in genügendem Grade. Oxalsaurer Strontian z. B. löst sich in Wasser im Verhältnis von 1 : 12000, das Salz wäre also gewiß schwerlöslich genug.

---

1) Es mag hier angeführt werden, daß nach Crawford (Bulletin No. 129 des Bureau of Plant Industry, Washington 1908) auf gewissen Böden in Colorado Astragalus und Aragallus Barytverbindungen aufnehmen und deshalb Tiere, die längere Zeit diese Pflanzen fressen, zugrunde gehen.

Da Barium sich indessen weiter von Kalzium entfernt, als Strontium, und ferner bei niederen Pflanzen der Gesamteffekt sich leichter übersehen läßt, so stellte ich nochmals Versuche an Spirogyra mit Strontiumsalzen an und zwar in anderer Weise als früher, wo die Algenfäden direkt in eine Nährlösung kamen, in welcher Kalziumnitrat durch Strontiumnitrat ersetzt war. Die Spirogyrafäden wurden diesmal in relativ konzentrierte Lösungen gesetzt, mit Ausschluß von Nährsalzen. Später wurden dann einige Proben von diesen Algen in eigentliche Nährlösungen übergeführt. Es war wahrscheinlich, daß auf diese Weise eher Erscheinungen zutage treten würden, welche Strontium im Gegensatz zu Kalzium im Gefolge hat.

Beim ersten Versuch enthielt die eine Lösung 1 % Chlorkalzium die andere Chlorstrontium[1]) in chemisch äquivalenter Menge, also 1,7 %. Völlig normale Fäden von Spirogyra crassa wurden am 26. Oktober in die mit reinstem, aus Glas destillierten Wasser bereiteten Lösungen eingesetzt. Die Salze selbst waren als chemisch rein bezogen, das Chlorstrontium außerdem noch zweimal umkristallisiert worden. Die Glasflaschen standen am Fenster eines Zimmers, dessen Temperatur mehrere Monate lang zwischen 10 und 16 ° wechselte.

Nach 11 Tagen war noch gar kein Unterschied zu bemerken, ausgenommen, daß bei den Strontiumzellen der Zellkern, der sich hier bei mikroskopischer Betrachtung als Spindel darstellt, etwas in der Mitte verbreitert und im Längendurchmesser etwas verkürzt schien.

Bei einer weiteren Besichtigung am 17. November ergab sich, daß bei Chlorkalzium die Stärkekörner größer waren als bei Chlorstrontium und die Färbung des Chloroplasten dort etwas dunkler war als hier, in beiden Fällen zeigte sich bei manchen Zellen im zentralen Teil eine ganz geringfügige Einschnürung des Zytoplasmas bei den Haftstellen der Plasmodienstränge, wahrscheinlich eine Folge des relativ hohen Salzgehaltes.

Am 15. Januar, also nach 80 Tagen ergab die mikroskopische Prüfung, daß in beiden Fällen eine Anzahl Zellen, deren Menge auf ca. 15 % veranschlagt wurde, abgestorben war. Eine 10 %ige Glukoselösung rief bei den gesunden Zellen in beiden Fällen normale Plasmolyse hervor. Beim Chlorstrontium erwiesen sich die Chlorophyllbänder seitlich mehr oder weniger kontrahiert, so daß die lappigen Ausbuchtungen mehr oder weniger verwischt waren. Sehr auffallend aber war der Unterschied im Stärkemehlgehalt. Bei Chlorkalzium lag

---

1) Beide Salzmengen beziehen sich auf den wasserfreien Zustand.

eine ungemeine Überfüllung mit Stärkmehl vor, bei Chlorstrontium war der Gehalt nur sehr mäßig, ja in vielen Zellen geradezu ein verschwindendes Minimum. Die Chlorkalziumzellen ließen ferner öfters an der Innenseite der Querwände Verdickungen der Zellwand in Form von lappenförmigen Auswüchsen erkennen, was bei den Chlorstrontiumzellen viel seltener und dann nur sehr schwach der Fall war.

Wegen der Überfüllung mit Stärkekörnchen konnte der Zellkern bei den Chlorkalziumzellen nicht erkannt werden, während er bei den Chlorstrontiumzellen hier und da sichtbar war, und zwar konnte dann nirgends mehr die normale Form wahrgenommen werden, sondern eine Kugelform. Bei den Chlorkalziumzellen wurde durch Verdunklung während 4 Tagen soviel Stärkeverbrauch erzielt, daß der Zellkern hie und da sichtbar wurde. Er zeigte sich dann nur unbedeutend von der Linsenform abweichend und weitweniger der Kugelform sich nähernd, als dies beim Chlorstrontium der Fall war, was möglicherweise auf die verschiedene Konzentration (chemische Äquivalenz) zurückzuführen war.

Sehr auffallend waren bei den Chlorstrontiumzellen häufig auftretende Kristallnadeln, welche entweder büschelförmig oder warzenförmig angeordnet waren und manchmal in einer Art Blase (anomale Plasmolyse?) lagen. Diese Kristalle waren unlöslich in Alkohol, aber löslich in viel kochendem Wasser und wurden beim Erwärmen mit verdünntem kohlensauren Natron zerstört unter Bildung eines amorphen Niederschlags. Verdünnte Essigsäure löste sie bei gewöhnlicher Temperatur nicht, wohl aber sehr konzentrierte Essigsäure, ferner verdünnte Salz- und Schwefelsäure, welch letztere indessen an Stelle der Nadeln eine geringe Menge des amorphen Niederschlags lieferte. Demnach lag ein dem oxalsauren Kalk ähnliches Salz vor, jedoch wahrscheinlich nicht oxalsaurer Strontian, weil dieses auch in starker Essigsäure nur schwer löslich ist. Vielleicht war es das Strontiumsalz einer der Oxalsäure nahestehenden Säure (Weinsäure?).

In den Chlorkalziumzellen dagegen konnten keinerlei Kristalle aufgefunden werden.

Beim Übertragen einer Probe der Strontiumzellen in eine normale Nährlösung fand eine Regenerierung zu normalen Zellen nicht mehr statt[1], wohl aber gelang dieses als dieselbe Algenart nur 20 Tage in jener Lösung von Strontiumchlorid bei einer 15° C nicht über-

[1]) Eine Probe war bei einem Versuche schon nach 2 Tagen tot, was vielleicht nur auf zu rasche Änderung der Konzentration beruhen mochte.

steigenden Temperatur verweilt hatte. Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

Monokaliumphosphat	0,1 p. m.
Kalziumnitrat	0,1 „ „
Magnesiumsulfat	0,3 „ „
Kaliumnitrat	0,2 „ „
Ferrosulfat	Spur

Der Überschuß von Magnesia über Kalk in dieser Lösung wurde mit der Absicht angewandt, um eine Streckung des Chlorophyllbandes zu erzielen und so den Kern besser sichtbar zu machen. Es zeigte sich, daß die kugelige Kerntasche bald wieder die für die Spezies normale Linsenform annahm. Ferner wurde hier in einigen Zellen bei der Zellteilung die schon von Molisch erwähnte unvollständige Bildung der Querwand wieder beobachtet, wenn Strontium in den Zellen war.

Bei einem weiteren Versuch (März 1910) wurden Fäden von Spirogyra communis in 1 %ige Lösungen von Chlorstrontium und Chlorkalzium eingesetzt, etwa haselnußgroße Ballen völlig gesunder Fäden in 30 ccm der Lösungen, in größeren Proberöhren. Die Proben standen in den ersten Wochen bei 12—16° C an einem Fenster; direktes Sonnenlicht hatte öfters aber dann stets nur kurze Zeit Zutritt. Es ließ sich auch hier wieder konstatieren, daß die Fäden in Chlorkalzium viel mehr Gasblasen im Lichte bildeten. als die im Chlorstrontium. Nach 43 Tagen zeigten sich in der Chlorstrontiumlösung nur wenige Zellen abgestorben, im Chlorkalzium scheinbar gar keine. Die Chlorophyllbänder waren in beiden Fällen etwas mehr gestreckt als vorher, in vielen Fällen parallel der Längsachse. Beim Chlorstrontium waren die Ränder der Chlorophyllbänder jedoch häufig etwas verquollen. Ein großer Unterschied bestand auch diesmal im Stärkegehalt der Chloroplasten, welcher bei Chlorkalzium bedeutend größer war als bei Chlorstrontium. Kristallbildungen, wie beim ersten Versuch, waren diesmal weit seltener in den Chlorstrontiumzellen zu sehen, was entweder darauf beruhen mag, daß eine andere Algenspezies zum Versuche diente, oder darauf, daß die Chlorstrontiumlösung nicht wie damals 1,7 %, sondern nur 1 % Salz enthielt. Was den Zellkern betrifft, so war derselbe meistens mehr oder weniger in der Mitte erweitert, wie früher schon beobachtet. Dies bedingte aber eine Verlängerung der Plasmodiumstränge, da die Längsachse verkürzt wurde, oder eine geringe Einschnürung des Zytoplasmas in der Kernzone.

Normale Kernformen (mit Tasche) waren nicht sehr häufig zu sehen, beim Chlorkalzium waren dieselben weit häufiger.

Nun wurde (22. April) ein Teil der Zellen aus der 1 %igen in eine 0,3 %ige Lösung beider Chloride versetzt und bei höherer Temperatur wie bisher, nämlich bei 17—21° weiter beobachtet. Ein anderer Teil aber kam infolgende Nährlösung, in welcher Kalzium durch Strontium ersetzt war:

Monokaliumphosphat	0,2 p. m.
Kaliumnitrat	0,3 „ „
Magnesiumsulfat	0,2 „ „
Strontiumchlorid	0,2 „ „
Ferrosulfat	Spur

Es starb nur ein Teil der Zellen in dieser Lösung bald ab, ein anderer Teil aber blieb noch längere Zeit leben und zeigte hie und da sogar Zellteilung, wobei aber diesmal die unvollständigen Querwände nicht zu sehen waren. Der Kern nahm allmählich wieder seine normale Form an, aber die Chlorophyllbänder wurden immer dünner, immer schmächtiger, die ohnehin geringen Stärkemengen schwanden zuletzt vollständig und der Hungertod war es offenbar, der mehr und mehr Zellen das Leben kostete, bis schließlich, am 24. Mai, fast alle Fäden abgestorben waren. Der Kern mochte sich auf Kosten des Chloroplasten oder unter Mithilfe des aus der abgestorbenen Partie stammenden Kalkes regeneriert haben, aber dem Chloroplasten war Regeneration nicht möglich. Von einigem Interesse schien es, daß sich eine Flagellatenform, Chlamydomonas, und eine nur sehr schwach grüne Oscillaria in dieser Lösung stark vermehrten. Letztere bedarf des Kalkes wahrscheinlich überhaupt nicht, bei ersterer aber wäre eine weitere Prüfung nötig. In der Kontrollnährlösung mit Chlorkalzium statt Chlorstrontium fand ein üppiges Spirogyrawachstum mit sehr kräftigem Chlorophyllband statt.

Was nun jenen anderen Anteil Algenzellen betrifft, welcher nach 43 Tagen aus der 1 %igen Lösung in 0,3 %ige Lösungen versetzt und nun bei 17—21° weiter kultiviert wurde, so ergab sich ein immer mehr zunehmender Unterschied. Nach weiteren 20 Tagen waren die Chlorkalziumalgen noch so tiefgrün wie je zuvor, reich an Stärkemehl und mit völlig normalem Chloroplasten, kurzum sie waren noch immer von strotzender Gesundheit, trotz Abwesenheit jedes anderen Nährstoffes und trotz Ausschluß der Zellvermehrung. Nur die Zellkerntasche zeigte sich, wie schon erwähnt, öfters statt in Spindelform im

Durchschnitt nun als Elipse und hier und da auch als Kreis. Abgestorbene Zellen waren sehr selten, selbst nach 4 Monaten.

Bei den Strontiumzellen dagegen zeigte sich kein saftiges Grün, sondern ein Gelbgrün, die Chloroplasten hatten nur Spuren von Stärke und hatten in Länge und Breite abgenommen[1]); die Pyrenoide waren öfters, mit Chloroplasma umgeben, als kugelige Massen aus dem Verbande getreten, in die anfänglich reihenförmige Anordnung von solchen Kugeln kam allmählich Unordnung, worauf bald der Tod folgte, so daß Kern und Chloroplasmakugeln einen wirren Haufen in solchen Zellen bildeten. Die Kerntaschen von noch lebenden Zellen waren völlig kugelig geworden, hingen aber an noch längeren Plasmasträngen am Chloroplasten. Weit mehr als die Hälfte aller Zellen waren nach 63 Tagen tot und die noch lebenden fristeten wahrscheinlich nur auf Kosten des toten Materials ihr Leben noch einige Zeit kümmerlich weiter.

Auffallend ist, daß die Zellen verhältnismäßig lange in 1 %iger Chlorstrontiumlösung fortleben können, ehe sich eine schädliche Wirkung dieses Salzes zeigt. Nur wenige Salze erreichen einen solchen Grad von Unschädlichkeit, denn bei gleicher Konzentration erweisen sich Natriumsalze und Kaliumsalze schon nach wenigen Tagen schädlich, wobei öfters normale oder anomale Plasmolyse und irreguläre Kontraktion entweder als Ganzes oder in verschiedene Ballen zerteilt, erfolgt[2]). Magnesiumsalze bei gleicher Konzentration töten schon in wenigen Stunden, während Chlorkalzium und nach ihm Kalziumnitrat bei 1 %iger Lösung monatelang ertragen werden.

Nicht nur Spirogyra sondern auch die nahe verwandte Zygmema und Mougeotia ertragen wochenlang Chlorstrontium in 1 % Lösung. Werden aber die Proben dann 24 Stunden im Thermostat auf 34° C gehalten, so sieht man bei Chlorstrontium viele Zellen tot, bei Chlorkalzium aber noch schön erhalten.

Werden frische Spirogyren jedoch dieser Vergleichsprobe unterzogen, so bemerkt man nicht immer schon nach 24 Stunden einen Unterschied. Viel hängt jedenfalls davon ab, ob etwas Kalk in den Zellen gespeichert war oder nicht.

---

1) Die Abnahme der Chloroplastenmasse bei Kalziummangel hat auch Bokorny beobachtet. Bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXII.

2) In einer 1 %igen Chlornatriumlösung sieht man bei Spirogyra nitida z. B. nach 1—3 Tagen teils normale Plasmolyse, teils Chloroplasten-Plasmolyse, wobei der Chloroplast in eine Anzahl Kugeln zerfällt; ein anderer Teil der Zellen ist bereits tot.

Bei einem weiteren Versuch wurden 1%ige Lösungen von Kalzium- und Strontiumnitrat (wasserfrei) verwendet, in welche Fäden von Spirogyra nitida gesetzt wurden. Die Temperatur des Zimmers schwankte nun zwischen 18 und 24°, war also beträchtlich höher, als beim ersten Versuch mit Chloriden. Zum Vergleich dienten Algen in 0,6% Kaliumnitratlösung und in Quellwasser. Nach 11 Tagen waren die sehr stärkereich gewordenen Fäden in der Kaliumnitratlösung ganz abgestorben, meist unter beträchtlicher Konktraktion des Zytoplasmas. Öfters war das Chlorophyllband in einzelne Ballen verwandelt. Bei Strontiumnitrat waren etwa 20% der Zellen tot, bei Kalziumnitrat aber war nichts Abgestorbenes zu bemerken, der Stärkemehlgehalt in beiden letzteren Lösungen war nur mäßig und etwa gleich.

Nach 15 Tagen war die Algenmasse in der Strontiumnitratlösung gelblich geworden, während die in Kalziumnitrat noch schön dunkelgrün waren. Die nähere Prüfung ergab, daß höchstens 10% der Zellen in Strontiumnitrat noch lebend waren und die abgestorbenen verschiedene Grade der Kontraktion des Zytoplasma und des Chloroplasten zeigten, indem die volle Totenstarre bald früher, bald später eintrat und oft weitere Veränderungen verhinderte. Das Chlorophyllband war in den einen Zellen seitlich kontrahiert, so daß die Pyrenoide nur durch dünne Fäden miteinander verbunden waren. In anderen Zellen aber waren die Pyrenoide mit etwas Chloroplasma umgeben, als kugelige Massen aus dem Verband getreten.

Die Zellen in der Kalziumnitratlösung erwiesen sich in jeder Beziehung noch normal.

Es mag hier noch erwähnt werden, daß manche Salze, selbst bei öfterem Umkristallisieren, aus destilliertem Wasser, welches aus Glas nochmals destilliert wurde, nicht von solchen Spuren Kupfer zu befreien sind, die sie an sich gezogen haben beim ersten Umkristallisieren aus gewöhnlichem destillierten Wasser in der Fabrik, welche die Salze in den Handel brachte. Diese leisen Spuren Kupfer werden dann besonders von dem Chlorophyllband aufgespeichert und dieses zeigt dann ein auffallend frühes Absterben, dem bald auch Zytoplasma und Kern folgt (von Nägeli oligodynamische Wirkung genannt). Diese Art des Absterbens ist ziemlich charakteristisch, so daß sie kaum mit dem Absterben in reinen Salzlösungen etwa durch höhere Konzentration zu verwechseln ist. Schon makroskopisch kann man in 1—2 Tagen ein weißliches Aussehen der Fäden beobachten, der Turgor ist vollständig verschwunden, wie beim Herausnehmen der Fäden mit einem Glasstabe sofort zu erkennen ist, und das Zytoplasma zeigt sich stark trübe.

Unter den Salzen, welche als chemisch rein bezogen wurden und solche Spuren Kupfer enthielten, ist mir eine Probe Kaliumsulfat und eine Probe Bariumnitrat vorgekommen. Das letztere Salz war durch zweimaliges Umkristallisieren mit aus Glas destilliertem Wasser nicht von seiner Giftigkeit zu befreien, und tötete Spirogyren in 15—18 Stunden, während eine andere Probe Bariumnitrat in 0,5 % Lösung mehrere Wochen lang von den Spirogyren bei 15—18° sehr gut ertragen wurde.

Schlußbetrachtungen: Bei dem Verhalten von Algenzellen zu Strontiumsalzen muß vor allem auffallen, daß diese sehr lange in einer Konzentration vertragen werden, wie sonst keine anderen Salze, Kalziumsalze ausgenommen. Man kann wohl daraus als wahrscheinlich schließen, daß Strontium andere metallische Elemente, Kalium, Magnesium und Kalzium nicht aus wichtigen Positionen im Protoplasma sofort verdrängt, obgleich nach dem Gesetz der Massenwirkung man einen Platzwechsel mit seinen physiologischen oder vielmehr pathologischen Folgen vermuten könnte.

Schädliche Wirkungen von Chlorstrontium machen sich bei Algen äußerst langsam bemerklich, wenn die Zellvermehrung ausgeschlossen ist, und diese Wirkungen äußern sich am deutlichsten am Chlorophyllkörper, dessen stärkebildende Funktion zunächst abnimmt, worauf eine Änderung der Färbung in gelbgrün, dann eine Schrumpfung und schließlich der Tod erfolgt. Diese Erscheinungen zeigen sich bei gleicher Konzentration von Chlorkalzium in gleicher Zeit nicht, welches überhaupt das einzige Salz ist, das bei einer Konzentration von 1 % monatelang die Spirogyren gänzlich intakt läßt.

In zweiter Linie treten bei lange dauerndem Einfluß von Chlorstrontium Kristallnadeln in den Spirogyrenzellen auf, welche unter dem Einfluß von Chlorkalzium — ceteris paribus — nicht auftreten. Diese Kristalle können unter den vorliegenden Verhältnissen nur eine Strontiumverbindung einer organischen Säure sein. Sollte dieses nicht auf eine Behinderung normal verlaufender Respiration deuten? Wenn aber unter dem Einfluß von Strontium sowohl Assimilation wie Atmung eine Depression erleiden, welche unter dem Einfluß von Kalzium ausbleibt, so kann es sich nicht um nebensächliche Stoffwechselprozesse handeln, sondern um die wichtigsten Ernährungsvorgänge, welche nur unter dem Einfluß des Kalziums normal bei diesen Organismen verlaufen.

Nach der von mir seit lange vertretenen Ansicht ist der Zellkern und Chloroplast von den höheren Algen ab aufwärts aus Kalzium-

verbindungen von Proteiden aufgebaut, weil kalkfällende Stoffe, wie neutrales Kaliumoxalat oder Fluornatrium[1]), bei einer Konzentration von 1—2 % eine auffallend rasche kontrahierende Wirkung auf den Zellkern ausüben, worauf dann bald der Chlorophyllkörper angegriffen wird. Schon in 2 Minuten erstarrt der Kern mit Kerntasche und Plasmodiensträngen zu einem dünnen, fadenartigen Gebilde, wenn eine 2 %ige Lösung jenes Oxalats auf Spirogyra crassa einwirkt.

Mit jener Auffassung würden auch obige Beobachtungen gut vereinbar sein, daß Chlorkalzium den Chloroplasten monatelang intakt läßt, Chlorstrontium aber nicht. Da der Chloroplast bei den Spirogyrazellen eine relativ sehr große Oberfläche darbietet, so kann er auch eher Unterschiede bei der Einwirkung erkennen lassen, als andere Chloroplasten.

Niedere Algen bedürfen, wie sowohl Molisch als ich ungefähr zu gleicher Zeit beobachtet haben, des Kalkes nicht[2]), trotzdem Kern und Chlorophyllkörper bei ihnen normal funktionieren. Für diese ist aber auch neutrales Kaliumoxalat gar kein Gift und Fluornatrium ein sehr viel schwächeres als für die höheren Algen; ebenso sind für niedere Algen Magnesiumsalze bei Ausschluß von Kalziumsalzen nicht giftig, wie das bei den höheren Algen und aufwärts der Fall ist. Unter diesen Umständen blieb nur die logische Folgerung übrig, daß mit der höheren Differenzierung der Form und des Fortpflanzungsmodus Kalziumproteidverbindungen für den Kernaufbau notwendig wurden. Wenn aber der Kern sich solche Kalziumverbindungen herstellt, so gibt er dieselben auch zum Aufbau des Chloroplasten ab, der wahrscheinlich nicht selbst sein Baumaterial fabrizieren kann, und deswegen werden auch überall da, wo der Zellkern wichtige Kalziumverbindungen enthält, auch die Chloroplasten solche enthalten. Ein Austausch dieses Kalziums durch andere Elemente, wie K, Na, Mg, wird Strukturstörung durch Änderung des Imbibitionsgrades und dadurch den Tod herbeiführen. Kaliumoxalat, Natriumfluorid und Mag-

---

1) Flora 1905, pag. 333.

2) Hierher gehören Palmellaceen, ferner Scenedesmus und wahrscheinlich Oscillaria. Molisch hat bei Protokokkus, Stichokokkus, Mikrothamnion und Ulothrix beobachtet. Ob indes letztere bei Abwesenheit von Kalk auch Gameten bildet, wäre noch zu prüfen. In neuerer Zeit (Wiener Akad. Ber. 1909) hat Brunnthaler bei der Cyanophycee Gloeothece rupestris beobachtet, daß sie von Chlormagnesium in 1 %iger Lösung nicht geschädigt wird, was für das Nichtbedürfnis dieser Alge für Kalk spricht.

nesiumsulfat sind solche Mittel, das Kalzium abzuscheiden und durch Kalium, Natrium oder Magnesium zu ersetzen. Säuren und sauer reagierende Salze wirken natürlich ebenfalls kalkentziehend, und die Beobachtung von Benecke, daß die schädliche Wirkung von saurem Kaliumphosphat bei Algen durch Gegenwart von Kalziumsalzen verhindert werden kann, ist ebenso leicht erklärlich, wie meine frühere Beobachtung, daß saures Kaliumphosphat[1]) die Giftwirkung der Magnesiumsalze bei Spirogyren beschleunigt. Dort ist leicht sofortiger Wiederersatz für jedes entzogene Kalziumatom möglich, und hier addieren sich zwei Kalzium entziehende Wirkungen[2]).

Aus zahlreichen und interessanten Versuchen über den Einfluß von Kalzium- und Magnesiumsalzen auf die Wurzel von Weizenkeimlingen schließt Hansteen, daß Kalziumsalze hauptsächlich zur Bildung der Zellwand nötig sind, denn diese wird schleimig und degeneriert, wenn Kalk in der Lösung fehlt. Hierzu möchte ich mir zu bemerken erlauben, daß nicht untersucht wurde, ob nicht schon vor dem Degenerieren der Zellwand der zugehörige Zellkern abgestorben war. War aber dieser, resp. die Zelle tot, bevor die Degeneration der Zellwand eintrat, so erklärt sich diese letztere Erscheinung sehr leicht durch den Angriff von Bakterien, welche sich nun die aus der toten Zelle herausdiosmierenden organischen Substanzen zu nutze machten, nachdem sie durch die austretenden Substanzen an die Membranen der absterbenden Zellen gelockt wurden.

Daß die Wurzeln nicht nur unter dem Einflusse der Kalziumsalze Haare bilden, sondern nach Hansteen auch in einer mit Wasserdampf gesättigten Luft, mag vielleicht in der durch letzteren Umstand herbeigeführten Steigerung der Atmung beruhen, wodurch die Zellkernfunktionen unter der erhöhten Energielieferung ebenfalls gesteigert wurden.

Daß ferner die Wurzeln auch abstarben, wenn für Zufuhr von Kalziumsalzen in das Innere der Wurzel gesorgt wurde, aber die um-

1) Das saure oder Monokaliumphosphat wirkt selbst bei einer Konzentration von 1,2 % ziemlich langsam auf Spirogyra ein, so daß bei den meisten Zellen der Eintritt normaler Plasmolyse erst nach 24 Stunden und dann der Tod erfolgt, unter Bleichung des Chlorophylls.

2) Es mag hier angeführt werden, daß ein gewisser Parallelismus der Giftwirkung zwischen oxalsaurem Kali und Fluornatrium auch für den tierischen Organismus beobachtet werden kann. F. Winkler hat ferner bei Froschblutleukocyten beobachtet, daß beide Salze rasch diese Kerne angreifen. „Die Leukocyten des Frosches scheinen einem Kernzerfalle zu unterliegen, ebenso die Leukocyten aus den Peritonealexsudaten der Maus. Neutrales Kaliuntartrat ließ diesen Kernzerfall nicht eintreten.“ (Briefliche Mitteilung.)

gebende Lösung nur Magnesiumsalze enthielt, erklärt sich wohl daraus, daß infolge von stetiger Diffusion von Magnesiumsalzen in die Pflanze diese stets in sehr bedeutendem Überschuß waren. Es ist übrigens hervorzuheben, daß Hansteen keineswegs die Folgerung zieht, daß der Kalk nur in der Membran wichtige Funktionen zu erfüllen habe.

Hansteen weist auch auf die unvollständige Querwandbildung bei der Zellteilung unter dem Einflusse von Strontium hin, aber die Querwandbildung ist eine Funktion des Zellkerns, welcher nach meiner Ansicht eben nicht mehr völlig normal funktionieren kann, wenn auch nur ein minimaler Teil seines Kalziumgehalts durch Strontium ersetzt ist. Die äußere Zellwand zeigt unter dem Einfluß von Strontiumsalzen gar keine Anomalien, woraus man allerdings nichts gegen Hansteens Ansicht ableiten kann. Es ist ja sehr leicht möglich, daß Kalziumsalze oder Strontiumsalze in den Zellmembranen abgelagert werden können.

Herr Warthiadi von der hiesigen Technischen Hochschule hat beobachtet, daß Tradescantiazweige in kalkhaltiger, aber magnesiafreier Lösung auf Kosten von absterbenden Blättern lange Zeit immer neue Triebe entwickeln, während in der kalkfreien aber magnesiahaltigen Lösung keine Spur eines neuen Triebes erscheint. Jene neuen Triebe verlangten zwar auch etwas Magnesia, aber so viel dürfte wohl aus den absterbenden Blättern zugewandert sein. Neue Triebe aber erfordern in erster Linie eine normale Tätigkeit der Zellkerne, welche vor allem von der Anwesenheit von Kalzium abhängt.

Mit meiner Folgerung, daß sowohl Kern als Chlorophyllkörper kalziumhaltige Proteide enthalten, steht auch im Einklang, daß die Blätter die kalkreichsten Organe sind[1]), was nicht durch den Gehalt an Kalziumoxalat erklärt werden kann, denn bei Gramineen, welche, wie manche Liliaceen und Solanaceen, gewöhnlich Kalziumoxalat nicht enthalten, findet dieselbe Regel statt. Man könnte auch meinen, daß Kalk nur deshalb mehr in den Blättern vorhanden ist, weil diese überhaupt die aschereichsten Organe seien, allein es handelt sich hier nicht um einen absoluten, sondern um einen relativen Kalkgehalt.

Von Interesse ist die Beobachtung Ermakows, daß Kalziumsalze bei Assimilation des Nitratstickstoffs eine wichtige Rolle spielen,

1) Church (1887) hat normale und Albinoblätter von gleichaltrigen Zweigen von Quercus rubra verglichen. Aus seinen Daten folgt, daß 1000 Teile weißer Blätter (trocken) 2,2 Teile Kalk, 1000 Teile grüner Blätter aber 3,98 Teile Kalk enthielten. Ob der Gehalt an Kalziumoxalat verschieden war, wurde leider nicht untersucht. Jedenfalls sind die „Leukoplasten“ bei Albinoblättern degeneriert.

aber nicht bei der Assimilation von Ammoniakstickstoff. Dies läßt sich wohl so am einfachsten erklären, daß sich aus den gespeicherten Alkalinitraten zunächst Kalziumnitrat bildet und dieses leichter hydrolisiert wird, als Kalium- oder Natriumnitrat. Das Kalziumoxid geht dabei sofort in organische Salze über, während die Salpetersäure im Moment des Freiwerdens zu Ammoniak reduziert wird, das sofort als Baustein bei der Bildung von Eiweiß eventuell von Asparagin Verwendung findet.

Bei niederen Algen, wenn sie bei Abwesenheit von Kalziumsalzen wachsen, könnten sicherlich auch Magnesiumsalze dieselben Dienste leisten. So interessant Ermakow's Versuche auch sind, so können sie doch über die eigentliche physiologische Rolle des Kalks keine Entscheidung bringen, da die Pflanzen ja ebensogut Ammoniakstickstoff als Nitratstickstoff verwenden können.

Es wurde behauptet, daß Kaliumsalze ebenso wie Kalziumsalze der Giftwirkung von Magnesiumsalzen entgegenwirken können, allein die hierfür angeführten Versuche an Algen dauerten allzu kurze Zeit, um entscheidend zu sein. Wir[1]) haben in dieser Beziehung junge Gerstenpflanzen von 8 cm Höhe nach Befreiung vom Endosperm in folgende Lösungen eingesetzt, je drei Stück:

I	0,4 %	Magnesiumsulfat.	
II	0,4 %	„	+ 0,2 % Kalziumsulfat.
III	0,4 %	„	+ 0,2 % Kaliumsulfat.
IV	0,4 %	Kaliumsulfat.	

Die Pflanzen in I waren in 7 Tagen tot, in Lösung III starben zwei Pflanzen in 15 Tagen, die dritte in 41 Tagen, in Lösung IV starben zwei Pflanzen in 28 Tagen, die dritte in 36 Tagen, in Lösung II aber hatte jede Pflanze nach 5 Monaten noch drei völlig gesunde Blätter, welche zum Teil auf Kosten der ersten abgestorbenen Blätter sich entwickelt hatten, und die Wurzeln waren von 6 cm auf 14 cm gewachsen, während in den Lösungen I, II und IV gar kein Wurzelwachstum zu konstatieren war. Erst 6 Monate nach Beginn des Versuchs zeigte das jüngste Blatt in II Gelbfärbung und fingen die Spitzen der anderen an zu verdorren. Das längste Blatt maß dann 10 cm. Die Gesamtzahl der toten Blätter war 21. Da sich ein Pilz auf den Blättern einstellte, wurde der Versuch beendigt. Er zeigt aber hinreichend klar, daß die Giftwirkung von Magnesiumsalzen nur

1) O. Loew und K. Aso, On physiologically balanced solutions. Bulletin, College of Agriculture, Tokyo University, Vol. VII, No. 3.

durch Kalziumsalze vollständig aufgehoben, durch Kaliumsalze aber nur verzögert wird, was auch Hansteen fand.

Es ist auch behauptet worden, daß Kaliumsalze bei Abwesenheit anderer Salze giftig auf Pflanzen wirken. Allein Algen sterben in Kaliumsalzlösungen bei Ausschluß anderer Nährstoffe so langsam ab, daß man kaum von einer wirklichen Giftwirkung mehr sprechen kann. Während z. B. Spirogyren in 0,2—0,3 $^0/_0$iger Lösung von Chlormagnesium in 2 Tagen total absterben, sind sie in 0,3 $^0/_0$iger Lösung von Chlorkalium erst in 18—20 Tagen erheblich geschädigt, indem der Kern losgelöst als unregelmäßig kontrahierte Masse in der Zelle liegt und der Chloroplast angegriffen ist. Das Cytoplasma ist hierbei oft noch völlig intakt und der Turgor noch erhalten.

Bei Phanerogamen ist es noch schwieriger, eine „Giftwirkung" von Kaliumsalzen in Abwesenheit anderer Nährstoffe zu erkennen. Gerstenkeimlinge von 18 cm Höhe, welche des letzten Restes des Endosperms beraubt wurden, können 1—3 Monate lang in 0,5 $^0/_0$igen Lösungen von Kaliumnitrat-, -chlorid, oder -sulfat lebend bleiben; Maiskeimlinge blieben über 7 Wochen lang in einer 0,5 $^0/_0$igen Lösung von Kaliumsulfat gesund.

Der Grund, warum Strontium das Kalzium physiologisch nicht ersetzen kann, ist jedenfalls in anderer Richtung zu suchen, als der für die Unfähigkeit des Magnesiums. Indessen chemische Unterschiede von einer solchen Art, daß man jene physiologische Unfähigkeit des Strontiums mit einiger Wahrscheinlichkeit davon ableiten könnte, sind bis jetzt nicht bekannt. Dagegen existieren zwischen Kalium und Natrium einige sehr markante Unterschiede, die wohl geeignet sind, den gewaltigen physiologischen Unterschied zwischen diesen zwei Elementen zu verstehen. Kalium kann sich z. B. mit Kohlenoxyd verbinden und diese Verbindung durch Einwirkung von Wasser in ein Benzolderivat (Trichinoyl) übergehen. Natrium aber ist unfähig, sich mit Kohlenoxyd zu verbinden. Kali kann bei der Einwirkung auf Phenol kondensierende Wirkung ausüben und viel Diphenol erzeugen, Natron aber liefert dabei wesentlich nur Resorzin und Phlorogluzin[1]). Schon vor langer Zeit hat daher Schreiber dieses die Ansicht ausgesprochen, daß Kali (vielleicht als Verbindung mit einem Nukleoproteid) bei den synthetischen Arbeiten in pflanzlichen wie tierischen Zellen beteiligt sei.

---

1) Weiteres hierüber O. Loew in „The Physiological Rôle of Mineral Nutrients", pag. 96, Washington 1899 und II Edition, Bulletin No. 45, pag. 19 u. 34. U. S. Department of Agriculture, Division of Vegetable Physiology and Pathology.

Beim Vergleich von Baryt mit Kalk habe ich einen Unterschied in der Wirkung auf verdünnten Formaldehyd wahrgenommen, welcher hier Erwähnung finden mag. Während bei der Anwendung von Kalk die Kondensation zu einem Zucker (Formose) vorherrscht über die Spaltung des Formaldehyds in Ameisensäure und Methylalkohol, überwiegt bei der Anwendung der äquivalenten Menge Baryt diese Spaltung über jene Zuckerkondensation. Da Strontian in bezug auf Basizität zwischen Kalk und Baryt steht, so kann man auch für Strontian ein geringeres Kondensationsvermögen als für Kalk vermuten. Indessen daraus könnte man wohl kaum die physiologische Unfähigkeit des Strontiums ableiten [1]).

Jedenfalls ergibt sich aber wieder, daß es irrig ist, zu schließen, daß der „Kalk nichts mit dem innigsten Getriebe des Lebens zu tun habe", weil die niedersten Organismen ihn nicht brauchen.

---

1) Wie Meltzer und Auer fanden, wirken Kalziumverbindungen anders auf tierische Zellen als Strontiumverbindungen und anders als Magnesiumverbindungen; sie können aber nur antagonistisch gegen letztere, nicht gegen erstere wirken. Amer. Journ. Physiol. 1908.

Aktives Eiweiß und Tannin in Pflanzenzellen.

Von O. Loew und Th. Bokorny.

In den Proceedings of the Meeting of the Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam vom 26. März d. J. wurde eine Abhandlung von Prof. C. van Wisselingh mitgeteilt, in welcher Koffein und Antipyrin als neue Mittel der Abscheidung von Tannin in Pflanzenzellen erklärt werden. Zugleich wurde darauf hingewiesen, daß Loew und Bokorny bereits jene beiden Basen gebraucht hätten, um das nichtorganisierte labile Protein in lebenden Zellen zur Ausscheidung zu bringen. Wisselingh hält die durch jene Basen erhaltene Ausscheidung lediglich für gerbsaures Koffein resp. gerbsaures Antipyrin, während wir außer allen Zweifel gestellt haben, daß die kugeligen Ausscheidungen durch jene Basen in Zellen von Spirogyren und überhaupt in äußerst zahlreichen pflanzlichen Objekten aus den verschiedensten Familien hauptsächlich einen äußerst labilen Proteinstoff enthalten. Dieser nimmt bei seiner Ausscheidung sämtlichen Gerbstoff der Zellen mit sich. Wenn Wisselingh in seiner Abhandlung sagt l. c. S. 700: „I adhere to my opinion that antipyrine and coffeine solutions are valuable tannin reagents and suppose that Loew and Bokorny have given an inaccurate explanation of the phenomenon which they observed", so stimmt die erste Hälfte dieses Satzes mit unseren Beobachtungen überein, aber nicht die zweite.

Daß Wisselingh meint, unsere Folgerungen seien eine „inaccurate explanation of the phenomenon", erklärt sich wohl nur daraus, daß er unsere diesbezüglichen Studien nur sehr unvollständig kennt. Diese Studien, die sich durch fast 10 Jahre hinzogen, sind in Kap. VII und VIII der Schrift von O. Loew zusammengefaßt worden: Die chemische Energie der lebenden Zellen. In dieser Schrift[1]) findet sich bezüglich des Gerbstoffnachweises folgende Mitteilung: „Werden gerbstoffhaltige Zellen mit Koffein behandelt, so scheidet sich mit den Proteosomen zugleich auch der sämtliche Gerbstoff aus, welcher in diesen so fest gehalten wird, daß er weder mit verdünntem Ammoniak noch mit Alkohol ganz entfernt werden kann. Selbst der geringste Gerbstoffgehalt der Zellen läßt sich leicht auf die Weise erkennen, daß man zuerst Proteosomen mit Koffein

1) Zweite Auflage, pag. 98. Stuttgart 1906, Verlag von Fr. Grub. Wie im Kap. VII erwähnt, wurden sämtliche Studien über die Proteosomen von uns beiden in Gemeinschaft ausgeführt.

erzeugt, dann die Objekte mit etwas feingepulvertem Eisenvitrol bestreut und nun langsam erwärmt bis zur Eintrocknung. Nach Wiederbefeuchten mit Wasser und einigem Stehen an der Luft werden die Proteosomen unter dem Mikroskop bei gerbstoffreichen Zellen dunkelblau erscheinen, selbst die geringsten Spuren verraten sich noch durch eine schwachbläuliche Färbung.“

Wie man zugeben wird, erhalten die Beobachtungen van Wisselingh's keineswegs eine Widerlegung unserer Auffassung, denn wir stimmen insofern mit ihm überein, daß sich Koffein und Antipyrin sehr gut zur Gerbstoffabscheidung eignen.

In unserer zitierten Schrift wird man alles finden, was auf den Gehalt der Koffeinausscheidungen nicht nur an Gerbstoff, sondern auch an Protein Bezug hat. Daß bei genauerer Prüfung eine Verwechslung von Proteosomen mit bloßem gerbsauren Koffein resp. gerbsauren Antipyrin möglich sein sollte, ist eigentlich undenkbar. Man betrachte nur einmal folgende Unterschiede:

Proteosomen	Gerbsaures Koffein
Werden bei 50—56° koaguliert.	Löst sich in heißem Wasser.
Binden Ammoniak und werden dabei fest.	Löst sich in Ammoniak.
Werden bei mehrtägigem Aufenthalt in verdünnter Koffeinlösung vakuolisiert und fest.	Behält seine Löslichkeit.
Werden unter Gelbfärbung durch Jod fest.	Bleibt bei Jodbehandlung löslich.
Verdünnte Säuren koagulieren die Proteosomen und nehmen die Wasserlöslichkeit.	Verdünnte Säuren verändern die Löslichkeit in heißem Wasser nicht.
Werden durch verdünnten Alkohol von 20 % unter Vakuolisierung unlöslich.	Wird durch verdünnten Alkohol gelöst.
Dämpfe von Anästhetika bedingen langsam elne Koagulation der Proteosomen, welche bald nach dem Tode der Zellen einsetzt.	Wird durch Anästhetika nicht im geringsten chemisch verändert.
Jod, Blausäure, Diamid, Hydroxylamin bringt die Proteosomen bald unter Vakuolisierung zum Erstarren (Koagulieren), und Formaldehyd führt die Proteosomen in ein in Kalilauge schwer lösliches Produkt über.	Keine chemische Veränderung unter den gleichen Umständen.
Proteosomen geben verschiedene Eiweißreaktionen.	Gerbsaures Koffein gibt diese Eiweißreaktionen nicht.

Es läßt sich zeigen, daß bei Kultur von Spirogyra in stickstofffreier Nährlösung das gespeicherte aktive Eiweiß verbraucht wird und ferner, daß es sich wieder in den Zellen ansammelt, wenn bei Einschränkung der Zellvermehrung durch Verminderung der Phosphorsäure für die Eiweißbildung günstige Umstände hergestellt werden. Ja, diese Speicherung des labilen Eiweißkörpers läßt sich soweit treiben, daß sich derselbe in Form von Proteosomen von selbst, und ohne daß eine Spur von Koffein angewendet wird, ausscheidet[1]). Auch die spontane Ausscheidung von Eiweißkugeln beim Aushungern von Zweigen von Prunus, wobei der Ausscheidung alsbald Erhärtung folgt, sei hier kurz erwähnt.

Daß der Gerbstoffgehalt nebensächlich ist, geht auch daraus hervor, daß gerbstoffreie Objekte, wie Schneebeeren, ebenfalls Proteosomen liefern, ja in neuester Zeit hat Fr. Winkler[2]) beobachtet, daß auch gewisse Leukozyten proteosomenähnliche Ausscheidungen bei der Einwirkung von Koffein zeigen.

Von einigem Interesse dürfte noch sein, daß verdünnte Koffeinlösung öfters sowohl normale als anomale Plasmolyse hervorrufen kann, bei Verdünnungen, wo man diesen Effekt wahrlich nicht vermuten sollte. Merwürdig ist ferner das Verhalten von Infusorien gegenüber Koffein: unter Reizbewegungen der Tiere vergrößern sich ihre Vakuolen. Sämtliche Erscheinungen, welche das Koffein hervorruft, erklären sich am einfachsten unter dem Gesichtspunkt, daß sowohl eine Wasserausstoßung aus dem gequollenen aktiven Protein der lebenden Substanz stattfindet, als auch aus dem Bindungswasser des gelösten aktiven Albumins. Man sollte wohl vermuten, daß alle diese Verhältnisse einiges Interesse erregen könnten.

Nachschrift. Diese Einwendungen gelten auch für einen Artikel von Czapek[3]). Dieser Forscher behauptete, die Proteosomen seien in Alkohol löslich, was aber lediglich durch die rasche Exosmose des Koffeins vorgetäuscht wurde. In der oben zitierten Schrift, 2. Auflage, pag. 73 ist bereits darauf hingewiesen worden, daß, wenn man zunächst einen verdünnten, mit Koffein gesättigten Alkohol von 20 % 3—4 Stunden auf die Proteosomen wirken läßt, Koagulation derselben eintritt und nun starker Alkohol gar keine weitere Veränderung hervorruft.

Czapek hat Millon's- und Biuretreaktion mit den Proteosomen

1) Siehe hierüber auch Flora 1892, pag. 126.
2) Folia haematologica 1910, Bd. IX, pag. 94.
3) Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. XXVIII, pag. 147.

nicht erhalten können. Wenn er sich aber genau an unsere Vorschriften hält (l. c., pag. 74), so kann der Erfolg nicht ausbleiben.

Die wichtigsten Reaktionen für Albumine sind aber nicht jene Farbenreaktionen, sondern:

1. Koagulation durch Alkohol,
2. Koagulation durch höhere Temperatur,
3. Koagulation durch Säuren.

Wie erwähnt, reicht schon Alkohol von 20 % zur Koagulation der Proteosomen aus. In siedende Kochsalzlösung getaucht, koagulieren die Proteosomen momentan; bei 56° C reichen ca. 5 Minuten aus (l. c., pag. 91). Säuren bringen die Proteosomen sehr bald zur Koagulation, später können die koagulierten Gebilde gelöst werden durch einen der Acidalbuminbildung ähnlichen Vorgang. Salpetersäure von 10 % koaguliert die Proteosomen in 1—2 Minuten; wäscht man dann die Säure gut aus und färbt, so erhält man schöne Dauerpräparate.

Es erscheint geradezu rätselhaft, daß man dieses charakteristische Verhalten so hartnäckig ignoriert! Ist denn in der ganzen organischen Welt ein zweiter Körper bekannt, dem Koagulation nach jener dreifachen Richtung hin eigen wäre? Soll das etwa der Gerbstoff tun?

Daß aber unserem aktiven Eiweiß oder Protoprotein ein sehr labiler Zustand zukommt, geht daraus hervor, daß er zum Unterschied von Ovalbumin oder Serumalbumin

1. mit Koffein sich abscheiden läßt,
2. Ammoniak bindet, wobei ein Eiweißkörper von besonderem Verhalten resultiert,
3. durch Blausäure, Diamid und Hydroxylamin unlöslich wird,
4. einige Zeit nach dem Absterben der Zellen spontan koaguliert.

Der Umstand, daß tote Zellen keine Proteosomen mehr geben, beruht nicht auf der längst bekannten Exosmose von Gerbstoff aus toten Zellen. Wir haben diese Frage längst erledigt, aus den exosmierenden Substanzen sind keine Proteosomen mehr zu gewinnen[1]). Möchte man gründliche Vergleiche anstellen zwischen dem gerbsauren Koffein nach der Exosmose und wahren Proteosomen. Kugelform der kleinsten Teile bedeutet doch hier wahrlich keine Entscheidung![2])

Wir zweifeln nicht, daß bei unparteiischer Prüfung unsere Schlüsse völlige Bestätigung finden werden.

1) l. c. pag. 91, Anm. Man versuche z. B. mit den gerbstoffreichen Galläpfeln.

2) Die Tröpfchen, welche Czapek bei Echeveria mittelst Formaldehyd erhielt, sind gewiß keine Proteosomen. Uns gelang diese Reaktion nicht.

Eingegangene Literatur.

1) Wilh. Becker, Violae europaeae. Systematische Bearbeitung der Violen Europa's und seiner benachbarten Gebiete. Dresden-N. 1910, Verlag von C. Heinrich.

2) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Begründet von Fr. Cohn, herausgeg. von F. Rosen. Bd. X, Heft 1. Mit 1 Tafel. Preis: M. 5,—. Breslau, J. U. Kerns Verlag. (Enthält: W. Herrmann, Über das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei Setaria; E. Pringsheim, Heliotr. Studien 3. Mitteilung; U. Angelstein, Über die Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen in Bikarbonat- und Karbonatlösungen; E. Pringsheim jun. und H. B. Cursky, Über Rosahefe.

3) Boletim do Museu Goeldi de historia natural e ethnographia, Vol. X. Pará 1910.

4) W. F. Bruck, Wie studiert man Biologie? Stuttgart, Verlag von Wilh. Violet. Preis: geh. M. 2,50.

5) A. Cohen-Kysper, Versuch einer mechanischen Analyse der Veränderungen vitaler Systeme. Leipzig 1910, Verlag von Georg Thieme.

6) J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Morphology of Gymnosperms with 462 Figures. The University of Chicago Press, Chicago. Preis: 4 Doll. 22 cts.

7) E. Döring, Das Leben der Tulpe. Mit 6 Tafeln. Sondershausen, Verlag von O. Reutter.

8) L. Fischer, Tabellen zur Bestimmung einer Auswahl von Thallophyten und Bryophyten. (Teilweise neu bearbeitet von L. Fischer.) Bern, Verlag von K. J. Wyss. Preis: M. 1.60.

9) K. Giesenhagen, Lehrbuch der Botanik. Fünfte Auflage. Mit 557 Textfiguren. Stuttgart, Verlag von Fr. Grub. Preis: geb. M. 8,—.

10) P. Graebner, Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie nach entwicklungsgeschichtlichen und physiologisch-ökologischen Gesichtspunkten. Mit 150 Abbildungen. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geb. M. 9.—

11) G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise. Mit 48 Abbildungen im Text, 9 Tafeln in Autotypie und 3 Aquarelltafeln. Zweite Auflage. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. Preis: geh. M. 11,60, geb. M. 12,85.

12) E. Jörgensen, Die Ceratien. Eine kurze Monographie der Gattung Ceratium Schranck. Mit 184 Figuren auf 10 lithographischen Tafeln. Leipzig 1911, Verlag von Dr. Werner Klinkhart. Preis: M. 7.—.

13) M. Koch, Beiträge zur Kenntnis der Höhengrenzen der Vegetation im Mittelmeergebiete. Halle a. S., Druck und Verlag von C. A. Kaemmer & Co. Preis: M. 6,—.

14) B. Landsberg, Didaktik des botanischen Unterrichts. Leipzig und Berlin 1910, Verlag von B. G. Teubner.

15) L. Loeske, Studien zur vergleichenden Morphologie und phylogenetischen Systematik der Laubmoose. Berlin 1910, Verlag von M. Lande.

16) Memorias do instituto Oswaldo Cruz, Tomo I, Faciculo 4. Rio de Janeiro 1909, Manguinhos.

17) A. Pascher, Chrysomonaden (Der Großteich bei Hirschberg in Nordböhmen, naturwissenschaftliche Untersuchungen veranlaßt und herausgegeben von der Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen). Erstes Heft des botan. Teiles. Leipzig 1910, Verlag von Dr. Werner Klinkhart. Preis: M. 10,—.

18) A. Nathanson, Tier- und Pflanzenleben des Meeres. Leipzig 1910, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 1.—, geb. M. 1,25.

19) Ders., Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig 1910, Verlag von Quelle & Meyer. Preis:

20) R. C. Punnets, Mendelismus. Ins Deutsche übertragen von Wilfr. v. Proskowetz. Herausgegeben, mit einem Vorwort und Anmerkungen versehen, von Dr. Hugo Iltis, Brünn. Brünn 1910. Druck und Verlag der k. u. k. Hofbuchhandlung Carl Winkler. Preis: M. 2.—.

21) G. Roth, Die außereuropäischen Laubmoose, beschrieben und gezeichnet. Erste Lieferung. Mit Tafel I—VIII. Leipzig, Verlag von C. Heinrich. Preis: M. 6,—.

22) O. Schmeil, Lehrbuch der Botanik. Mit 40 farbigen Tafeln und zahlreichen Textbildern. Leipzig 1910, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geb. M. 5,40.

23) W. Schurig, Hydrobiologisches und Plankton-Praktikum. Eine erste Einführung in das Studium der Süßwasserorganismen. Mit einem Vorwort von R. Woltereck. Mit 215 Abbildungen im Text und 6 Tafeln. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis:

24) R. Timm, Niedere Pflanzen (Naturwissenschaftl. Bibliothek für Jugend und Volk). Leipzig 1910, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: M. 1,80.

25) W. Wagner, Die Heide (Naturwissenschaftl. Bibliothek für Jugend und Volk). Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geb. M. 1,80.

26) R. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. Zweite umgearbeitete Auflage, erste Hälfte. Leipzig und Wien 1910, Franz Deuticke.

27) K. Wilhelm, Die Samenpflanzen. Systematische Übersicht ihrer Familien und richtigeren Gattungen und Arten mit besonderer Berücksichtigung der für Land- und Forstwirtschaft, Technik und Arzneikunde in Betracht kommenden Gewässer. Leipzig und Wien 1910, Franz Deuticke. Preis: M. 5,—.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen.

Von **Wilhelm Nienburg.**

(Mit Tafel IX u. X und 14 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Es gibt wenig botanisch-physiologische Fragen, die wie das Windeproblem schon seit so langer Zeit das Interesse hervorragender Forscher auf sich gezogen haben, ohne dabei eine allgemein anerkannte Lösung zu erfahren. Seit dem Erscheinen der Arbeiten von Mohl und Palm sind 83 Jahre verflossen, und wenn wir über viele Einzelerscheinungen inzwischen auch genaue Aufklärung erhalten haben, so ist die Windefrage als ganzes doch heute noch ebenso unbeantwortet wie damals. Mag das auch zum Teil an der Kompliziertheit der Erscheinungen liegen, die eine experimentelle Behandlung erschweren, so kommt doch vor allem eine andere Tatsache für die Erklärung der schroffen Widersprüche in den Ansichten der verschiedenen Autoren in Betracht. Wenn man sich mit der Windeliteratur beschäftigt, so fällt es auf, daß sich die Versuche fast ausschließlich auf die schwer analysierbaren Bewegungen älterer Pflanzen, die bereits eine Stütze umwunden haben, erstrecken. Die Erklärung der Zirkumnutation junger, noch nicht windender Sprosse hat man gewöhnlich für so einfach gehalten, daß sie einer eingehenden Experimentaluntersuchung nicht zu bedürfen schien. Der einzige Forscher, der hierin eine Ausnahme machte, war Baranetzky. Da aber Ambronn nachgewiesen hat, daß der russische Botaniker einen ganz wesentlichen Punkt bei seinem Erklärungsversuch außer Acht gelassen hat, so fehlen bis heute einwandfreie nähere Untersuchungen über die einfache kreisende Nutation noch nicht schlingender Windesprosse, denn auch Ambronn hat sich dieser Aufgabe nicht unterzogen. Wir können deshalb nicht mit Sicherheit angeben, auf welcher Kante des Stengels in einem bestimmten Augenblick die wachsende Zone liegt, wie weit sie sich in der Querrichtung erstreckt, ob die Zone gleichmäßig wächst, oder ob sich in ihr wieder ein Maximum feststellen läßt. Alles was die Beobachter hierüber sagen, beruht auf theoretischer Überlegung ohne experimentelle Begründung. Das Zustandekommen der eigentlichen Windungen hat eben das Interesse so sehr in Anspruch genommen, daß man die Einzelheiten des Nutationsvorganges darüber vernachlässigte. Dieser Tatsache haben wir, glaube ich, hauptsächlich die heutige Unsicherheit unserer Kenntnisse von der Physiologie des

Windens zuzuschreiben. Ehe die angedeuteten Vorfragen nicht definitiv beantwortet sind, kann an eine Erledigung des Hauptproblems kaum gedacht werden. Diesem Ziele etwas näher zu kommen war meine Absicht bei den im folgenden beschriebenen Untersuchungen.

I.

Das was man an einem regelmäßig nutierenden jungen Windesprosse durch die bloße Betrachtung konstatieren kann, ist ungefähr folgendes. Der Stengel steht nicht aufrecht, sondern neigt sich bogenförmig nach einer Seite über, so daß die jüngsten Teile mehr oder weniger horizontal liegen. Der horizontale Sproßteil bewegt sich um den vertikalen, wie ein Uhrzeiger um seine Achse, wobei die Richtung aber bei den meisten Schlingpflanzen eine der des Uhrzeigers entgegengesetzte ist. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß der vertikale Teil der Pflanze nicht wie die Achse des Uhrzeigers drehbar ist, so daß bei der Nutation Torsionen auftreten müßten, die aber dadurch aufgelöst werden, daß der horizontale Teil seine Lage zum Horizont während der Bewegungen gleichmäßig ändert. Dauernd wird die Kante des Sprosses, die während einer bestimmten Phase des Vorganges hinten (in bezug auf die Nutationsrichtung) war, nach oben und von dort nach vorn, nach unten und wieder nach hinten verlagert, so daß nach Vollendung eines Nutationsumlaufs jede Kante einmal die konvexe und damit die längste gewesen ist.

Zur Erklärung dieses Vorganges gibt es eigentlich nur eine klar formulierbare Theorie, das ist die der autonomen Nutation. Diese nimmt an, daß eine in der Längsrichtung des Stengels laufende Wachstumszone während eines Nutationsumlaufes unabhängig von äußeren Einflüssen einmal den Sproß umwandert und zwar gleichsinnig mit der Nutationsrichtung. Sehen wir, wie weit diese Annahme mit den Beobachtungstatsachen sich deckt. In dem Augenblick, wo zum ersten Mal einseitiges Längenwachstum zu konstatieren ist, d. h. dann, wenn die jüngsten Sproßteile der vorher aufrechten Pflanze sich horizontal krümmen, liegt die Zone des stärksten Wachstums offenbar in der Kante, die durch die Krümmung zur konvexen und oberen wird. Darauf müßte die Wachstumszone auf die rechte Flanke wandern, was mit der tatsächlich erfolgenden Bewegung des Sprosses nach links im Einklang steht. Wenn die Wachstumszone der Theorie gemäß auf die konkave Kante der Krümmung rückt, sollte man eine Aufrichtung des horizontalen Sproßteils erwarten. Das geschieht jedoch nicht, sondern die Bewegung geht in horizontaler Ebene weiter, während gleichzeitig

die konkave Kante zur hinteren wird. Dieser Widerspruch mit der theoretischen Forderung würde sich lösen, wenn man nachweisen könnte, daß das Eigengewicht des horizontalen Teiles groß genug ist, um das Ausdehnungsbestreben der unteren konkaven Kante zu kompensieren. Dann kann sich das Wachstum nur dadurch äußern, daß die geförderte Kante passiv entweder auf die Hinter- oder auf die Vorderseite rückt, wodurch im ersten Falle eine passive Nutationsbewegung nach links, im zweiten eine solche nach rechts veranlaßt werden würde. Theoretisch sind beide Möglichkeiten denkbar, realisiert wird aber immer nur die erstere. Das läßt sich nur erklären durch die Annahme, daß ein Teil der Wachstumszone noch auf der Hinterseite liegt, denn dies muß eine aktive Nutation nach links zur Folge haben, wodurch eine passive Bewegung nach rechts natürlich unmöglich gemacht wird. Die Kante, in der das Maximum der Wachstumszone liegt, würde also infolge des Eigengewichtes des horizontalen Sproßteils einerseits und des Umstandes, daß noch ein Teil der Wachstumszone auf der Hinterseite liegt, andererseits von der konkaven Unterseite wieder nach hinten rücken. Wenn die Zone dann weiter wandert, müßte sich dasselbe Spiel wiederholen, und wenn dies dauernd so fortgeht, so muß daraus die kreisende Nutation mit Notwendigkeit resultieren. Die Theorie der autonomen Nutation rechnet demnach mit drei Faktoren: 1. die wandernde Wachstumszone, 2. ausreichendes Eigengewicht des Sprosses, 3. Breitenausdehnung der Zone von mindestens ein Viertel Sproßumfang. Das Vorhandensein des ersten von ihnen ist mit Sicherheit aus der Beobachtung zu schließen, daß der gekrümmte Sproß seine Lage zum Horizont dauernd ändert, wodurch in jeder Nutationsphase eine andere Kante zur konvexen und damit zur längsten wird. Ob die andern beiden Momente in genügendem Maße wirksam sind, bedarf dagegen einer experimentellen Prüfung.

Bevor ich meine Versuche in dieser Richtung schildere, muß ich noch die Behauptung begründen, daß nur die eben dargestellte Theorie für eine Erklärung der Windepflanzennutation ernsthaft in Betracht kommen kann. Noll hat hierfür bekanntlich seinen Lateralgeotropismus verantwortlich gemacht. Darunter verstand er eine Wirkung der Schwerkraft, durch die eine Flanke des Sprosses zum stärksten Wachstum gereizt wird. Diese sollte den Windern und den etiolierten Keimlingen einer Reihe anderer Pflanzen eigentümlich sein, während man sonst geotropische Wachstumsreize nur auf der physikalischen Ober- bzw. Unterseite kennt. Welche Flanke durch den Lateralgeotropismus gefördert wird, hängt nach ihm davon ab, ob die betreffende Planze ein Rechts-

oder ein Linkswinder ist, jedenfalls aber ist es immer die (in bezug auf die Nutationsrichtung) hintere. Es ist ohne weiteres einzusehen, daß diese Vorstellungen die Form einer älteren, regelmäßig um eine Stütze gewundenen Schlingpflanze leicht verständlich machen, worauf es wohl beruht, daß die Anschauungen Noll's heute weit verbreitet sind. Unmöglich dagegen ist es, die Nutationsbewegungen — vor allem an der jungen Pflanze, wo sie deutlich hervortreten, ohne durch den Widerstand der Stütze kompliziert zu werden — mit Hilfe des Lateralgeotropismus zu erklären. Die größte Schwierigkeit bereitet da die dauernde Verlagerung der Kanten des horizontalen Sproßteils. Noll (V., pag. 238) hat zwar geglaubt, daß dies „durch den bogenförmigen Zusammenhang des kreisenden Gipfels mit den unteren aufgerichteten Stengelgliedern" mechanisch bedingt sei. Er sucht das durch einen Gummischlauch klar zu machen, den man mit der einen Hand festhält,

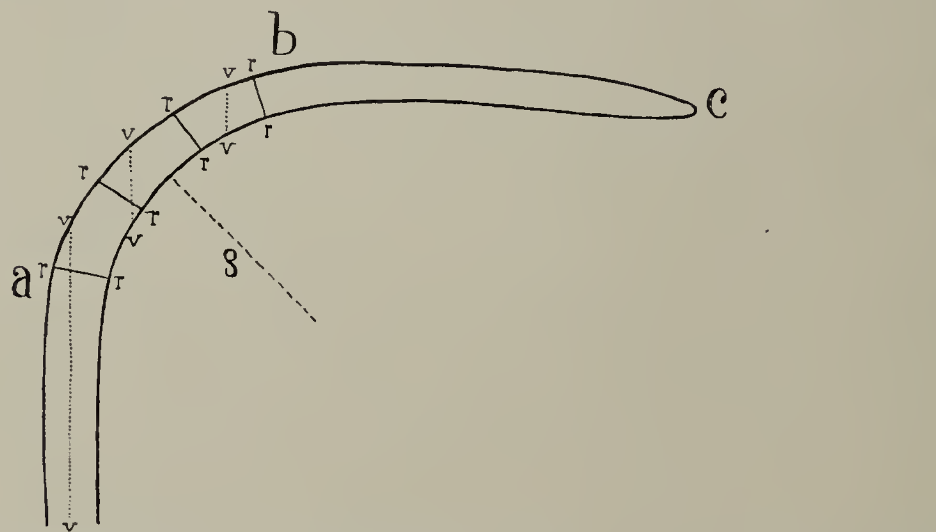


Fig. 1. Schematische Darstellung eines nutierenden Windesprosses. Erklärung im Text.



Fig. 2. Nutierender Windesproß von hinten nach der Spitze gesehen. Erklärung im Text.

während man mit der anderen den überhängenden Teil im Kreise lose herumführt, so daß Torsionen vermieden werden. Dieses Modell ist nun aber gerade im wesentlichen Punkte anders beschaffen als der nutierende Sproß. Bei dem Gummischlauch ist die von außen aufgezwungene Bewegung das Gegebene, aus der mit Notwendigkeit folgt, daß die Länge der Kanten sich sukzessiv gleichmäßig ändern muß, bei dem lateralgeotropisch gereizten Windesproß dagegen soll gerade die Bewegung durch die auf der Hinterseite liegende Wachstumszone erklärt werden. Diese könnte eine Verlagerung der Kanten nur durch eine energische Krümmung in dem bogenförmigen Stück *a—b* der Fig. 1 erreichen. Dadurch müßte die ursprünglich in einer Ebene liegende Krümmung aus dieser Ebene herausgebracht werden, wie das durch die Stadien I und II der Fig. 2 veranschaulicht wird. Das beobachtet man aber nie; wenn

die Lage der vertikalen Krümmungsebene gestört wird, so geschieht das höchstens in der Strecke *b—c*, niemals in dem Stück *a—b*. Außerdem darf die Krümmung des Bogens *a—b*, wenn sie eine Verlagerung der Kanten zur Folge haben soll, nicht um vertikale Achsen (s. Fig. 1 *v—v*), sondern um solche, die mit den Radien des Krümmungsbogens zusammentreffen (s. Fig. 1 *r—r*), vor sich gehen. Die muß wieder, wie aus Untersuchungen Ambronn's (II) hervorgeht, auf die wir noch zurückkommen, eine dauernde Verkürzung des Krümmungsradius ϱ hervorrufen. Da auch hiervon bei der Nutation nichts zu sehen ist, so halte ich den Schluß für berechtigt, daß ein nur auf der Hinterseite wirksamer Wachstumsreiz die kreisende Nutation mit der dauernden Kantenverlagerung nicht erklären kann. Es könnte aus ihm nur eine spiralige Einkrümmung, oder — unter Mitwirkung des negativen Geotropismus — eine schraubenförmige Gestalt resultieren. Ebenso wenig mit den Tatsachen vereinbar ist die Wortmann'sche (III) Theorie, nach der die Nutation zwar eine autonome sein, ihre Richtung und Wirksamkeit aber auch von einem Flankenreiz der Schwerkraft abhängig sein soll. Diese Anschauung besagt im wesentlichen nichts anderes als die Noll's, nur daß sie weniger klar und konsequent ist. Da Baranetzky keine allgemeine Theorie aufgestellt hat und seine Vorstellungen von dem seitlichen Einwirken sich mehr auf Einzelerscheinungen bei den Nutationskrümmungen bezogen, so bleibt tatsächlich nur die Theorie der Autonomie, wie sie zuerst Darwin (I) entwickelt hat, als diskutabel übrig.

II.

Auf deren Grundlage habe ich deshalb die Nutationsvorgänge zu untersuchen mich bemüht. Es kam dabei auf zwei Dinge an, erstens das Vorhandensein der oben erwähnten, für die Erklärung nötigen, Komponenten nachzuweisen und zweitens zu prüfen, ob alle bei nutierenden Sprossen auftretenden Bewegungen mit der Theorie im Einklang zu bringen sind. Es ist nämlich seit langem bekannt, daß an Nutationskrümmungen, die aus ihrer normalen vertikalen Lage gebracht sind, Bewegungen wie die „transversale Krümmung“ Baranetzky's (pag. 36) sich vollziehen, die der Theorie Schwierigkeiten zu bereiten scheinen. Um die Wirkung der einen Komponente, des Eigengewichtes, zu kontrollieren, lag es nahe, eine Versuchsanordnung zu wählen, bei der dies durch ein Gegengewicht aufgehoben war. Ich glaubte aber diesen Weg nicht benutzen zu sollen, weil die Geschichte der Windeforschung zeigt, daß hierdurch auch bei scheinbar vorsichtigem Experimentieren leicht

anormale Erscheinungen hervorgerufen werden [1]). Auch die Prüfung der Lage und des Umfanges der Wachstumszone war auf direkte Weise, etwa mit Hilfe von Tuschemarken, aus technischen Gründen nicht möglich. Ich schlug deshalb einen indirekten Weg ein und machte eine Reihe von Umlegeversuchen, wie man wohl kurz sagen kann; d. h. die Töpfe. in denen ich junge, noch nicht windende, aber schon nutierende Exemplare von Calystegia, Convolvulus und anderen gezogen hatte, wurden horizontal umgelegt, und die dann eintretenden Bewegungen beobachtet. Es sollte auf diese Weise verschiedenes erreicht werden. Zunächst mußten hierbei, da das Eigengewicht jetzt in anderer Richtung wirkte, Wachstumskrümmungen, die zwar induziert, aber bisher durch dieses verhindert waren, zum Ausdruck kommen. Da ferner in der horizontalen Lage die „transversale Krümmung" auftritt, zu deren Erklärung Baranetzky die seitliche Wirkung der Schwerkraft für nötig hielt, so konnte auch diese Erscheinung bei der angegebenen Versuchsanordnung geprüft werden. Schließlich hoffte ich, so auch über die Lage der Wachstumszone Aufschlüsse erhalten zu können. Die Methodik war in den meisten Fällen die gleiche. Die Töpfe wurden so gelegt, daß der ganze Bogen der nutierenden Pflanze möglichst in einer Ebene horizontal lag. Dann wurde auf einer horizontal darüber und einer vertikal davor angebrachten Glasplatte unter Zuhilfnahme von festen Visierpunkten die Gestalt des Sprosses mit Fettstift projiziert. Sobald sich eine Veränderung zeigte, wurde auch diese fixiert, so daß am Ende des Versuches an den Grundrissen und Aufrissen die Bewegungen des Sprosses genau zu verfolgen waren. Bei dieser Versuchsanordnung gab es nun zwei verschiedene Möglichkeiten: einmal konnte man die Pflanzen so legen, daß der negative Geotropismus im Sinne der Nutationsrichtung wirkt, das andere Mal so, daß er dieser entgegen arbeitet [2]). Die eine Möglichkeit stellt die Fig. 3 und die andere die Fig. 4 dar.

1) Wortmann (I) hat z. B. auf Grund derartiger Versuche die Vorstellung entwickelt, daß beim Winden jeder kleinste Sproßquerschnitt in einer schraubenförmigen Linie aufwärts geführt werden soll; eine Theorie, der die komplizierten Bewegungen einer normal windenden Pflanze durchaus widersprechen.

2) Es ist manchmal angenommen worden, daß die jüngsten Teile der Windepflanzen noch nicht oder doch nur schwach negativ geotropisch reagieren. Man braucht aber nur einen Topf mit ganz jungen, noch nicht nutierenden Windesprossen horizontal zu legen, um sie nach kurzer Zeit sich aufwärts krümmen zu sehen. Bei den normal in vertikaler Krümmungsebene nutierenden Windesprossen kann der Geotropismus natürlich nicht bemerkbar werden, weil durch die dauernde gleichmäßige Verlagerung der Kanten gegen den Horizont seine Wirkung aufgehoben wird.

Die Figuren zeigen gleichzeitig, daß man die Töpfe in horizontaler Ebene beliebig drehen kann, ohne in Bezug auf die Einwirkungsrichtung der Schwerkraft etwas zu verändern, so daß also tatsächlich nur zwei prinzipiell verschiedene Fälle beobachtet werden müssen. In welchem Falle der Geotropismus gleichsinnig, in welchem er widersinnig wirkt, hängt davon ab, ob es sich um eine rechts- oder eine linkswindende Pflanze handelt. Da ich ausschließlich Linkswinder benutzt habe, muß im Falle der Fig. 3 der Geotropismus mit der Nutation gleichsinnig, im Falle der Fig. 4 widersinnig arbeiten.

Ich beginne damit, das Verhalten einer nach dem Schema der Fig. 3 umgelegten Pflanze zu schildern. Da die Versuche nie ganz gleichmäßig verlaufen, man vielmehr in einem Falle diese, im anderen jene Erscheinung besser beobachten kann, so müßte ich eigentlich alle

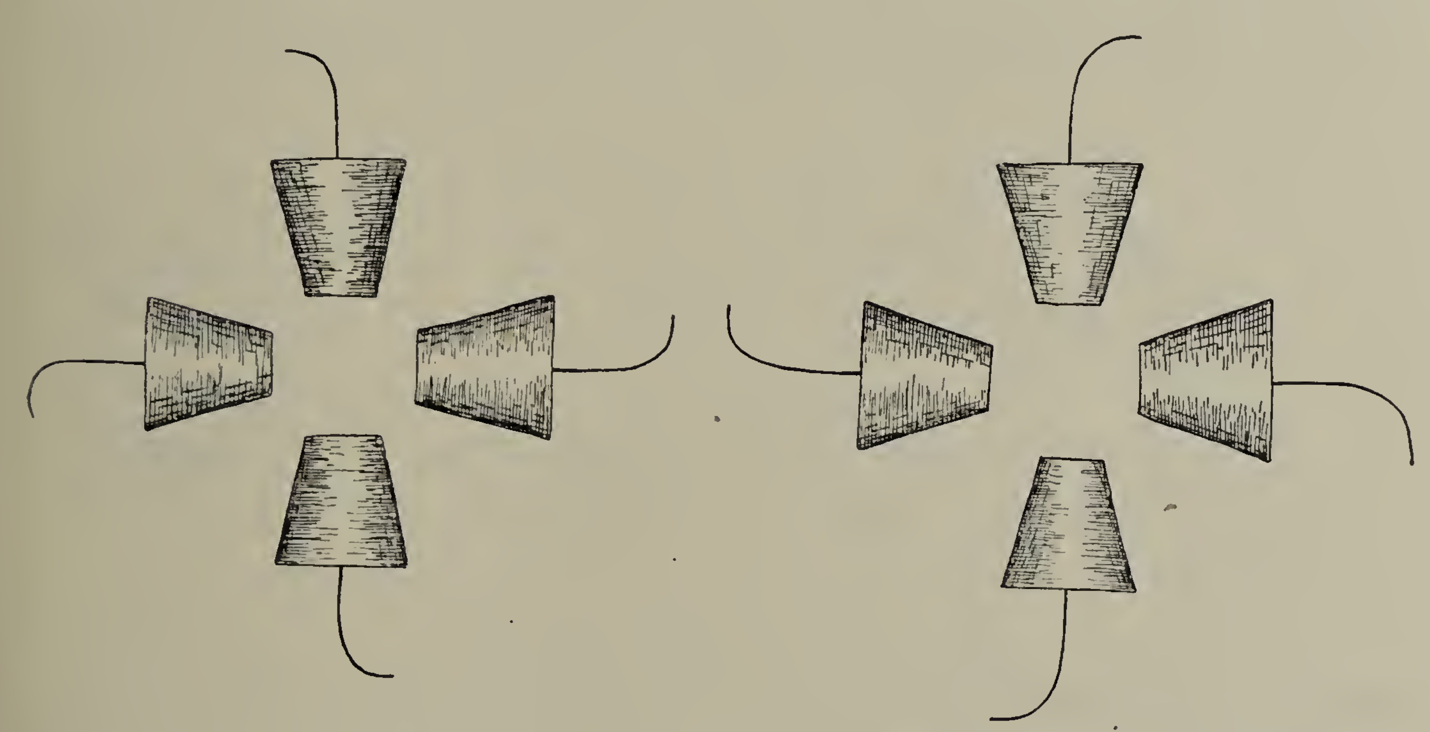


Fig. 3. Töpfe mit jungen linkswindenden Pflanzen so horizontal gelegt, daß Geotropismus und Nutation gleichsinnig wirken.

Fig. 4. Töpfe mit jungen rechtswindenden Pflanzen so horizontal gelegt, daß Geotropismus und Nutation widersinnig wirken.

Einzelversuche hier schildern, um die Schlüsse, die daraus gezogen wurden, zu motivieren. Dies war aber der vielen dafür nötigen Textfiguren wegen unausführbar, und ich habe es deshalb vorgezogen, aus den Einzelversuchen je einen typischen Fall zu konstruieren.

Wenn man eine Calystegia, die noch nicht windet, aber regelmäßig nutiert, in der oben geschilderten und in Fig. 3 illustrierten Weise um 90° horizontal legt, so wird der Sproß in der Vertikalprojektion etwa die in der Fig. 5 mit 90° bezeichnete Linie bilden. Die Fig. 6 gibt die entsprechende Linie der Horizontalprojektion wieder. Die erste Bewegung, die man dann bemerkt, ist eine Abflachung der Nutations-

krümmung (s. Fig. 5, 9^{10} und 9^{25}), die verbunden ist mit einer schwachen Aufwärtsbewegung (s. Fig. 6, 9^{10} und 9^{25}). Nach 9^{25} erfolgt dann eine Verstärkung der Krümmung, die bis zum Ende des Versuchs fortschreitet (s. Fig. 5). Begleitet ist diese Bewegung von einer energischen Aufrichtung der Krümmungsebene, so daß diese am Ende des Versuches fast vertikal steht (s. 11^{00} Fig. 5 und 6). Dies sind die wichtigsten der zu beobachtenden Erscheinungen. Es fragt sich nun, wie sie zu deuten sind.

Da ist zunächst die interessante, 20—30 Minuten dauernde Abflachung des Nutationsbogens. Wenn diese plötzlich und ruckweise erfolgte, könnte man sie rein mechanisch durch die Umlagerung, die das Eigengewicht des Sprosses beim Horizontallegen erfährt, erklären. Da die Bewegung aber ganz gleichmäßig und langsam vor sich geht, muß es sich um eine Wachstumserscheinung handeln. Sie kann nur auf ein schon bei Beginn des Versuches auf der konkaven Flanke

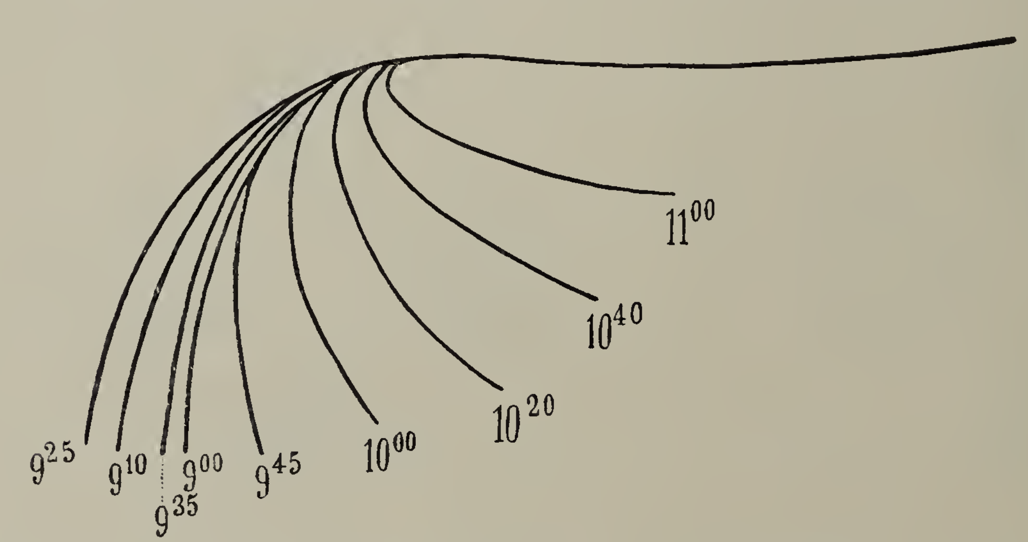
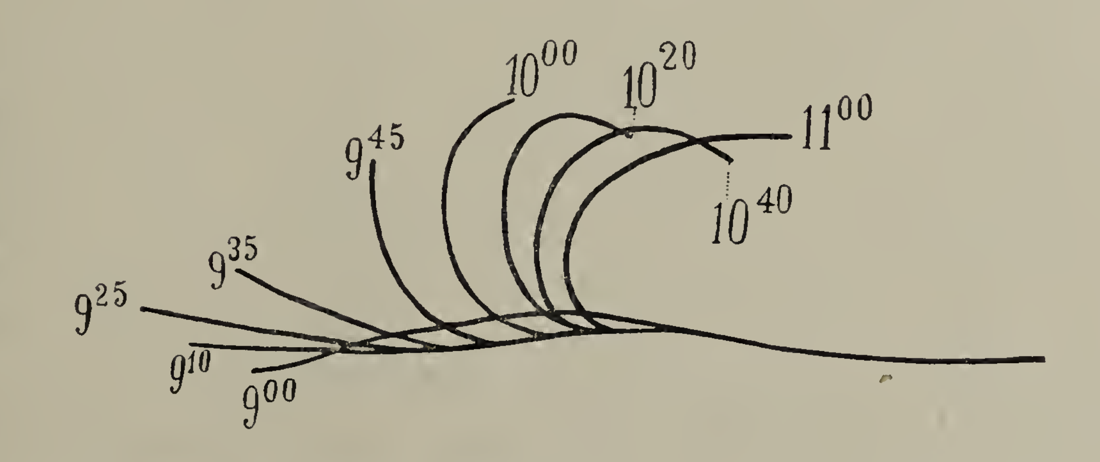


Fig. 5. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 3 horizontal gelegten Pflanze in vertikaler Projektion.

liegendes Ausdehnungsbestreben zurückgeführt werden, das, solange die Nutationskrümmung aufrecht stand, durch das Eigengewicht des horizontalen Sproßteils verhindert wurde, sich auszugleichen, das jetzt aber, wo das Eigengewicht ihm nicht mehr direkt entgegenwirkt, in Erscheinung treten kann. Wir hätten damit schon eine von den Komponenten nachgewiesen, die, wie weiter vorn auseinandergesetzt ist, durch die Theorie der autonomen Nutation gefordert wurde. Nämlich ein Eigengewicht des horizontalen Sproßteils, das ausreicht, um ein auf der Unterseite vorhandenes Ausdehnungsbestreben zu kompensieren. Außerdem ist die gleichzeitig sich ergebende Tatsache von Wichtigkeit, daß dieses Ausdehnungsbestreben besteht, denn es wurde ebenfalls oben schon gesagt, daß die Wachstumszone sich auch auf die konkave Seite erstrecken müsse. Wie weit nach rückwärts auf die ursprüngliche Hinterseite, die nach dem Umlegen zur Unterseite geworden ist, die Wachstumszone sich ausdehnt, kann man dagegen bisher noch nicht

sagen, da die zwischen 9^{00} und 9^{25} bemerkbare schwache Aufwärtsbewegung (s. Fig. 6) auch auf den negativen Geotropismus zurückgeführt werden kann. Die nach 9^{25} eintretende dauernde Verstärkung des Krümmungsbogens ist das, was Baranetzky die „transversale Krümmung" nannte, die er nur durch eine Art Horizontalgeotropismus erklären zu können glaubte. Wenn eine Nutationskrümmung in horizontale Lage gebracht wird, so soll nach ihm durch die Schwerkraft die linke Flanke so lange im Wachstum gefördert werden, bis der negative Geotropismus die Krümmung wieder vertikal gestellt hat. Auf den ersten Blick scheint die dauernde Verkürzung des Krümmungsradius auch gar nicht anders deutbar zu sein. Denn nehmen wir auf Grund der Autonomie, wie ich kurz sagen will, und der zwischen 9^{00} und 9^{25} beobachteten Bewegung an, daß die Wachstumszone während dieser Zeit ungefähr in dem Quadranten zwischen der konkaven und der Unterseite lag, so muß sie nach 9^{25} vollkommen auf die konkave

Fig. 6. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 3 horizontal gelegten Pflanze in horizontaler Projektion.



Seite wandern und so eine weitere Abflachung hervorrufen. Statt dessen sehen wir schon zwischen 9^{10} und 9^{25} eine Verlangsamung der Abflachung und darauf eine energische Krümmung und Aufrichtung erfolgen, während die autonome Wachstumszone doch allmählich auf die Oberseite wandern und der Aufrichtung entgegen wirken müßte. Die in diesen Überlegungen für die Theorie der autonomen Nutation liegenden Schwierigkeiten wurden aber schon von Ambronn (I, II) in befriedigender Weise gelöst. Er wies nach, daß ein bogenförmig gekrümmtes Organ in horizontaler Lage durch den negativen Geotropismus und natürlich auch durch jede andere auf der Unterseite erfolgende Wachstumsförderung in folgender Weise verändert wird: Die Ebene der Krümmung wird gehoben, ihr Radius verkleinert, die Krümmung also verstärkt, und außerdem tritt eine ganz erhebliche scheinbare antidrome Torsion auf. Ambronn hat diese Beziehungen mathematisch abgeleitet (II) und auch ein anschauliches, aber doch nicht ganz leicht zu beschaffendes Modell dafür konstruiert (I). Für unsere Zwecke genügt

es vielleicht, wenn man sich die Verhältnisse folgendermaßen klar macht. Man schneidet sich aus Pappe einen 2—3 cm breiten Kreisbogen von 90—180° mit einem Radius von 10—15 cm. Dann knickt man diesen bogenförmigen Pappstreifen in der Weise, wie es in der Fig. 7 angedeutet ist, um Achsen, die in der Richtung der Radien des Kreisbogens liegen, so daß jedes Bogenstück gegen das benachbarte um einen möglichst konstanten kleinen Winkel gekrümmt ist. Wenn man das dadurch entstandene Gebilde mit einem Endstück flach auf den Tisch legt, so kann man die oben erwähnten Veränderungen ohne Mühe konstatieren. Versuchen wir nun diese Beziehungen auf unseren Fall anzuwenden. Die gleich zu Beginn des Versuches einsetzende, allmählich immer stärker werdende Aufrichtung der Krümmungsebene zeigt, daß von Anfang an ein entweder durch den Geotropismus oder durch die autonome Nutation hervorgerufenes Wachstumsbestreben auf der Unterseite liegt. Dieses muß in der oben auseinandergesetzten Weise auf den Krümmungsbogen einwirken: Der Radius wird verkleinert und durch die scheinbare antidrome Torsion wird die schon auf die konkave Seite vorgerückte Wachstumszone wieder etwas nach unten gedreht. Daraus erklärt sich, daß die Abflachung, die zunächst energisch einsetzt, nach 9^{10} schwächer wird und nach 9^{25} in die umgekehrte Bewegung übergeht. Bis zu diesem Zeitpunkte ist in dem Kampfe zwischen der auf die konkave Seite wandernden Wachstumszone und dem die Unterseite fördernden Geotropismus die erstere die mächtigere gewesen. Jetzt ist aber der Geotropismus, der ja einer gewissen Präsentationszeit bedarf, so wirksam geworden, daß er durch die scheinbare antidrome Torsion die vorrückende Wachstumszone immer wieder auf die Unterseite, vielleicht sogar auf die konvexe Seite bringt. Nutation und Geotropismus arbeiten also zusammen, um die Krümmungsebene aufzurichten und den Radius zu verkleinern. Weiter als bis zur annähernden Vertikalstellung habe ich die Bewegungen absichtlich nicht wiedergegeben, um die Figuren nicht unübersichtlich zu machen.

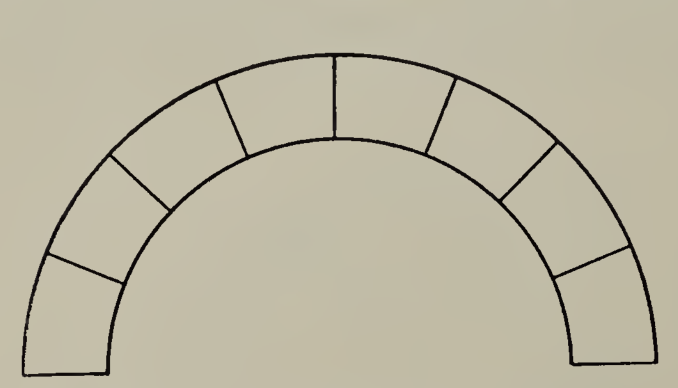


Fig. 7. Erklärung im Text.

Aus dem Versuche ergibt sich wohl folgendes: 1. Bei den normal in vertikaler Ebene nutierenden Windesprossen liegt ein Teil der Wachstumszone auf der konkaven Unterseite. 2. Das Eigengewicht des horizontalen Sproßteils genügt, um dieses zu kompensieren. 3. Die

Bewegungen, die auftreten, wenn man die Nutationsebene nach dem Schema der Fig. 3 horizontal legt, lassen sich durch Zusammenwirken von Nutation und negativem Geotropismus erklären, ohne die Annahme eines Horizontalgeotropismus nötig zu machen.

Ich kann nun dazu übergehen, das Verhalten einer nach dem Schema der Fig. 4 umgelegten Pflanze zu schildern. Fig. 8 gibt deren Bewegungen in vertikaler und Fig. 9 in horizontaler Projektion wieder. Man sieht daran, daß auch bei dieser Versuchsordnung sofort eine Abflachung der Nutationskrümmung eintritt. Diese Abflachung ist aber zunächst mit einer erheblichen Senkung der Krümmungsebene verbunden, die bis 9³⁰ anhält. Darauf tritt eine noch energischere Strekkung der Krümmung ein, so daß der Sproß um 10⁰⁰ eine fast gerade Linie bildet. Er hebt sich dann weiter und krümmt sich dabei nach links. Auf diese Weise durchläuft der nutierende Sproßteil in der Zeit von 10¹⁰–12⁰⁰ eine Reihe von Stadien, die ganz übereinstimmen mit den auf die Abflachung folgenden Bewegungen im vorigen Versuch (s. Fig 5 und 6, 9³⁵—11⁰⁰).

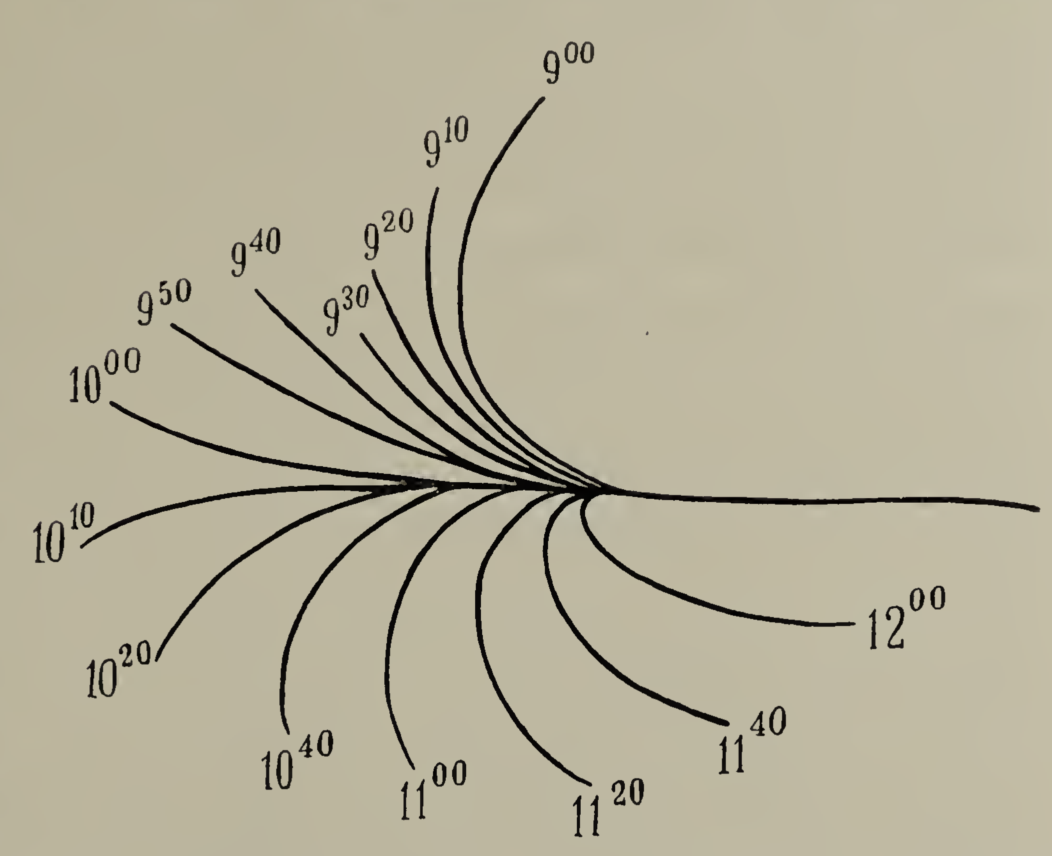


Fig. 8. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 4 horizontal gelegten Pflanze in vertikaler Projektion.

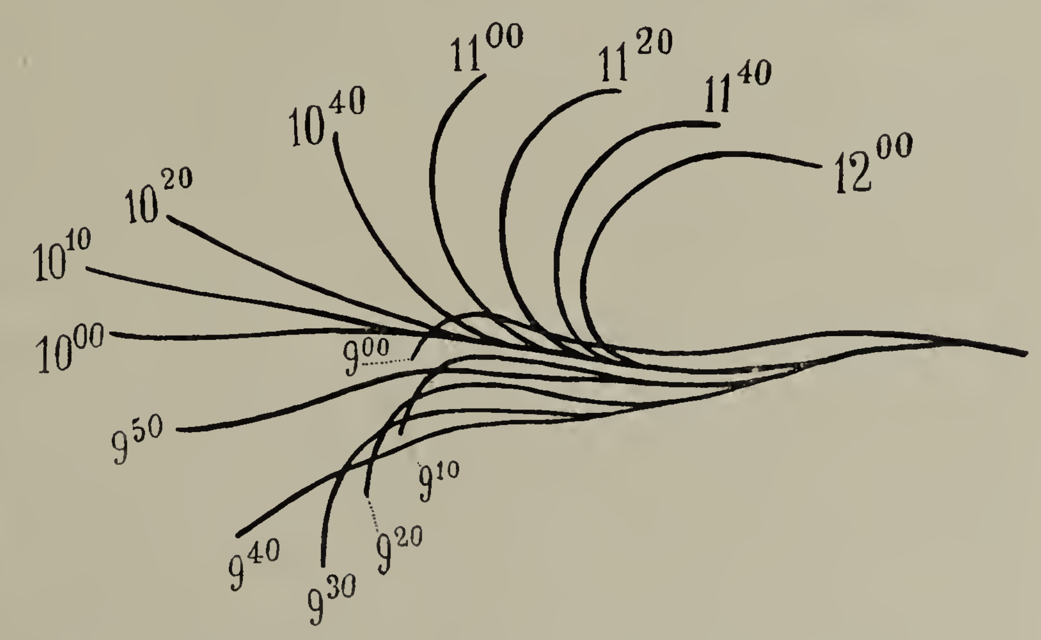


Fig. 9. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 4 horizontal gelegten Pflanze in horizontaler Projektion.

Das, was an diesen Krümmungen besonders auffällt, ist die starke Senkung zwischen 9^{00} und 9^{30}. Sie weist darauf hin, daß bei Beginn des Versuchs auf der Oberseite, die in bezug auf die Nutationsrichtung die Hinterseite ist, ein kräftiges autonomes Wachstumsbestreben vorhanden ist, denn auf den Geotropismus kann diese Bewegung nicht zurückgeführt werden. Daraus ergibt sich dann, daß die ihr entsprechende schwache Hebung von 9^{00}—9^{25} in dem ersten Versuch auch als eine autonome Wachstumserscheinung anzusehen ist, die dort nur durch das Eigengewicht des Sprosses in ihrer Wirksamkeit behindert wurde. Der Schluß, daß es sich bei dieser Überwindung des Eigengewichtes um autonomes Wachstum handelt, zusammen mit der Beobachtung, daß das auf der konkaven Seite liegende Ausdehnungsbestreben bei vertikaler Stellung der Krümmungsebene das Eigengewicht nicht überwindet, nötigt dann ferner zu der Auffassung, daß das Wachstum auf der Hinterseite stärker ist als auf der konkaven. Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß das autonome Wachstum über die Zone, auf der es zu einer bestimmten Zeit wirkt, nicht gleichmäßig verteilt ist, sondern so, daß die zuletzt in den Bereich der Zone gekommenen Partien — das ist die konkave Seite der Nutationskrümmung — erst verhältnismäßig schwach wachsen, daß die mittleren Partien — die die Hinterseite einnehmen — das stärkste Wachstum zeigen, und daß sich dieses dann nach oben hin allmählich wieder verliert. Ähnlich wie beim Längenwachstum, z. B. der Wurzel, steigtdie Wachstumsenergie eines jeden schmalsten Längsstreifens allmählich zu einem Maximum, um darauf wieder abzuflauen.

Mit der besprochenen Senkung der Krümmungsebene ist auch die vom ersten Versuch her bekannte Abflachung der Krümmung verbunden. Während aber dort die Abflachung immer schwächer wurde und nach der ersten halben Stunde sogar in die umgekehrte Bewegung überging, wird sie hier immer stärker. Um diese Differenz zu verstehen, muß man folgendes bedenken. Bei der nach der Fig. 3 umgelegten Pflanze wird zunächst durch das auf der Unterseite liegende Maximum des autonomen Wachstums und später durch den Geotropismus eine immer stärkere scheinbare antidrome Torsion hervorgerufen, wodurch die Wachstumszone immer wieder auf die konvexe Seite gebracht wird, so daß die Krümmung sich dauernd verstärken muß. Beim letzten Versuch wird zwar zunächst durch das auf der Oberseite liegende Maximum auch eine schwache antidrome Torsion entstehen, die die Wachstumszone etwas auf die Oberseite zurückverlagert. Nun wird aber hier diese scheinbare antidrome Torsion nicht durch einen allmählich erstarkenden Geotropismus vergrößert. Denn dieser muß jetzt eine der ersten Torsion

entgegengesetzte, also homodrome hervorrufen. Deshalb kann das Maximum der autonomen Wachstumszone ungehindert auf die konkave Seite übergehen und dort ein energisches Abflachen des Krümmungsbogens hervorrufen, das bis zur vollständigen Gradestreckung, ja bis zur Krümmung nach der anderen Seite (s. Fig. 8, 10^{10}) führt. Jetzt müßte die Wachstumszone weiterwandern und eine neue Senkung des Sprosses veranlassen. Da aber in der Zeit von etwa 9^{40}—10^{10}, in der fast immer die gleiche Kante nach unten gekehrt war, eine kräftige geotropische Reizung induziert worden ist, so macht sich nun die scheinbare antidrome Torsion wieder geltend und verhindert das Weiterwandern der Wachstumszone. Die Folge davon ist natürlich eine dauernde Verstärkung und allmähliche Aufrichtung der Krümmungsebene. Damit dürften auch die Bewegungen, die bei der Versuchsanordnung nach dem Schema der Fig. 4 auftreten, genügend geklärt sein.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich aus den beiden geschilderten Versuchen folgendes ergibt: 1. Alle Bewegungen, die auftreten, wenn man die Nutationsebene horizontal legt, lassen sich durch das Zusammenwirken von Nutation und negativem Geotropismus erklären. 2. Das autonome Wachstum ist nicht gleichmäßig über die Zone, die es zu einer bestimmten Zeit einnimmt, verteilt, sondern weist ein Maximum auf, zu dem es allmählich ansteigt, um dann wieder abzufallen. 3. Bei dem normal in vertikaler Ebene nutierenden Windesproß liegt das Maximum auf der Hinterseite und der vorangehende, in der nächsten Phase zum Maximum werdende Teil auf der konkaven Unterseite. 4. Das Eigengewicht des horizontalen Sprosses genügt, um diesen letzteren Teil des Ausdehnungsbestrebens zu kompensieren. Hierdurch sind dann auch die für die Theorie der autonomen Nutation außer der wandernden Wachstumszone nötigen Komponenten, nämlich ausreichendes Eigengewicht und genügende Breitenausdehnung der Zone, als vorhanden nachgewiesen.

Im Anschluß an die eben geschilderten Versuche mußte gezeigt werden, daß die scheinbare antidrome Torsion, die bei ihnen eine große Rolle spielt, bisher aber nur theoretisch abgeleitet wurde, auch beim praktischen Experiment vorhanden ist und einen ausreichenden Betrag erreicht. Zu diesem Zweck wählte ich eine Versuchsanordnung, wie sie ähnlich schon Kolkwitz zum Nachweis wirklicher antidromer Torsionen an windenden Pflanzen gebraucht hat. Die Torsion wurde nämlich an den Bewegungen einer senkrecht in den Sproß gesteckten haarfeinen Glasnadel gemessen, die mittelst eines Horizontalmikroskops

beobachtet wurde. Da es mir darauf ankam, die horizontal gelegten Töpfe bis zu einem gewissen Grade um die horizontale Achse möglichst ohne Erschütterungen drehen zu können, so legte ich sie auf ein aus einer kleinen Kiste geschnittenes Lager. Dieses hing an Bindfäden, die über einen rauhen Glasstab liefen, der wieder drehbar in einem leichten Holzgestell aufgehängt war. Fig. 10 mag diese Vorrichtung veranschaulichen. In dieses Gestell wurden die Pflanzen wie in den früheren Versuchen nach dem Schema der Fig. 3 oder dem der Fig. 4 umgelegt aufgehängt. An der am stärksten gebogenen Stelle der Krümmung wurde dann die Glasnadel so eingesteckt, daß sie senkrecht nach oben gerichtet war. Das Horizontalmikroskop wurde so aufgestellt, daß die Verlängerung seiner Achse durch die Befestigungsstelle der Nadel ging und gleichzeitig die Tangente an den Krümmungsbogen bildete. Wenn endlich noch dafür gesorgt war, daß sich die Glasnadel mit einem langen Teilstrich des Okularmikrometers in dem Tubus deckte, so konnte die Beobachtung beginnen. Genaue Messungen lassen sich auf diese Weise natürlich nicht machen, weil der negative Geotropismus den Sproß und damit den Befestigungspunkt der Nadel hebt. Man kann das einigermaßen dadurch wieder ausgleichen, daß man den Krümmungsbogen durch Drehung des Glasstabes wieder in die Horizontale bringt und das Mikroskop neu einstellt. Auf diese Weise habe ich z. B. an einem nach dem Schema der Fig. 3 umgelegten Sproß in 2 Stunden eine scheinbare antidrome Torsion von etwa 130° gemessen. Ein Betrag, der vollkommen ausreicht, um die dauernde Verstärkung der Sproßkrümmung zu erklären.

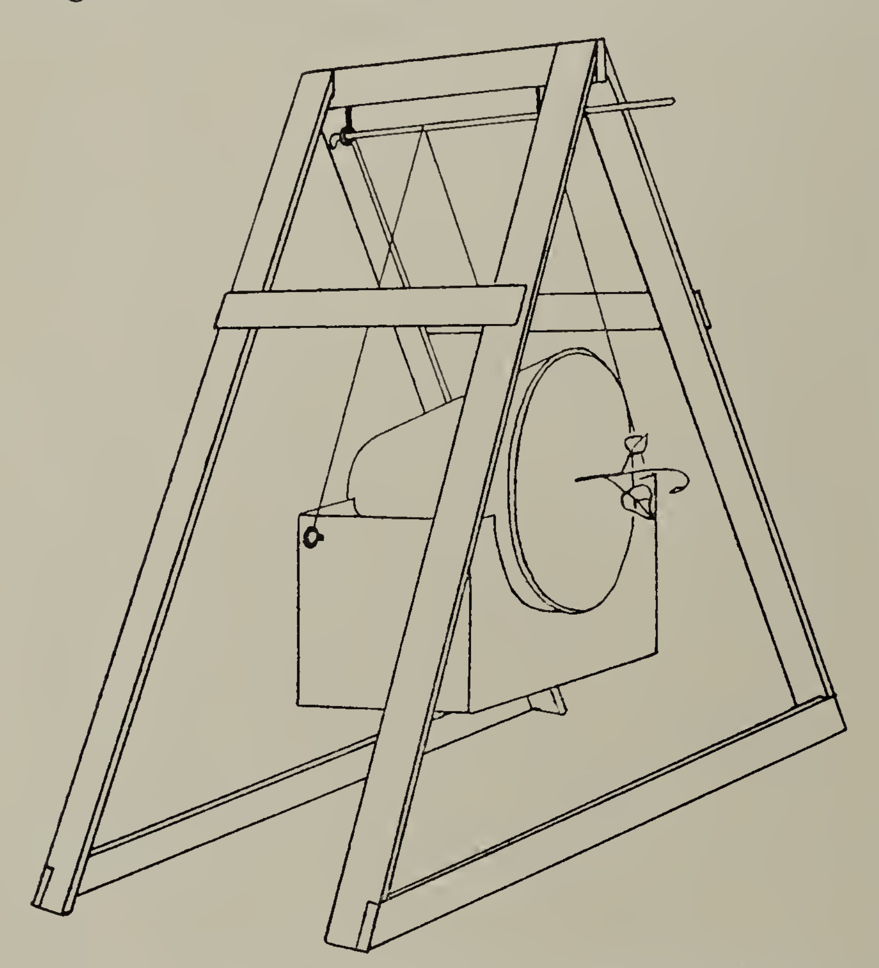


Fig. 10. Aufhängevorrichtung, um die Töpfe ohne Erschütterung etwas um die horizontale Achse drehen zu können.

Interessanter sind noch die Torsionsmessungen, die an Pflanzen angestellt wurden, die nach dem Schema der Fig. 4 umgelegt waren.

Wir sahen oben, daß die starke Abflachung, die schließlich in eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite übergeht, nach einer Periode antidromer Torsion eine solche homodromer erwarten läßt. Um zu zeigen, daß das Experiment diese Annahme bestätigt, lasse ich ein Versuchsprotokoll folgen:

Calystegia dahurica.

9^{50} umgelegt nach Fig. 4.
9^{55} Senkung, keine Torsion.
10^{00} „ „ „
10^{05} Krümmungsebene in die Horizontale gedreht.
10^{15} Senkung, Abflachung, schwache antidrome Torsion.
10^{25} „ „ „ homodrome Torsion.
10^{35} Hebung „ stärkere „ „
10^{45} „ „ „ „
11^{05} „ „ „ „
Die homodrome Torsion beträgt im ganzen über 30°.
11^{45} Die Abflachung ist in eine Krümmung nach der anderen Seite übergegangen. Es wird neu eingestellt und die Krümmung in die Horizontale gedreht.
12^{00} Stärkere Krümmung, Hebung, antidrome Torsion.

Aus solchen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die scheinbaren Torsionen, die die eigentümlichen Krümmungserscheinungen bei horizontal gelegten Windepflanzen erklären, tatsächlich zu beobachten sind. Damit verliert die „transversale Krümmung“ Baranetzky's oder die „hakenförmige Krümmung“, wie andere Autoren sie genannt haben, wohl auch für diejenigen ihre Rätselhaftigkeit, die durch die theoretischen Erwägungen Ambronn's bisher noch nicht überzeugt wurden. Im übrigen werden die vorstehenden Ausführungen für denjenigen, der die Arbeiten dieses Autors genau kennt, wenig prinzipiell Neues geboten haben. Wenn ich trotzdem glaubte, die Verhältnisse eingehend darstellen zu sollen, so liegt das daran, daß die Ambronn'schen Untersuchungen anscheinend spurlos vorübergegangen sind. Alle, die sich nach ihm mit den Windefragen beschäftigten, haben sie in ihren wesentlichen Punkten vollständig unberücksichtigt gelassen[1]). Deshalb schien es mir endlich an der Zeit, noch einmal darauf aufmerksam zu machen, daß die von ihm entdeckten Beziehungen doch nicht so nebensächlich sind, wie die Autoren offenbar annehmen.

---

1) Das gilt nicht von Kolkwitz, der aber nur die Windungen um eine Stütze und nicht die einfachen Nutationsbewegungen studiert hat.

III.

Im Anschluß hieran möchte ich gleich einen Einwand erörtern, der vom Standpunkt des Lateralgeotropismus gegen meine Argumentation gemacht werden könnte. Wir sahen, es ist für das Zustandekommen der Nutation notwendig, daß sich die Wachstumszone — wenn wir eine normal mit vertikaler Krümmungsebene nutierende Pflanze betrachten — von der Hinterseite bis auf die konkave Unterseite erstreckt. Man könnte dementsprechend annehmen, daß die Schwerkraft nicht die Hinterseite, sondern die zwischen der hinteren und der unteren Kante liegende Zone zum Wachstum reizt. Eine solche Vorstellung ist allerdings rein willkürlich und würde sich auch mit dem Noll'schen Reizfelderschema schwer vereinigen lassen, sie ist aber schon von Voß, einem Anhänger des Lateralgeotropismus. ausgesprochen worden und könnte offenbar die Hauptschwierigkeit, nämlich die dauernde Verlagerung der Kanten gegen den Horizont, erklären. Es fragt sich aber, wie weit mit dieser Hypothese die anderen von uns beobachteten Erscheinungen vereinigt werden können. Da ist zunächst die in dem ersten Versuch beschriebene Abflachung in der ersten halben Stunde schwer zu erklären. Wenn durch die Schwerkraft immer der rechts unten gelegene Quadrant — in der Richtung des horizontalen Sproßteils von hinten nach vorn gesehen — zum Wachstum gereizt werden soll, so müßte man gleich eine links aufwärts gerichtete Bewegung erwarten. Ähnlich ist es bei dem zweiten Versuch, wo die erst auftretende Senkung schwer verständlich ist. Um diese beiden Bewegungen zu erklären, muß man zu der Hilfshypothese greifen, daß es sich hierbei um Nachwirkungen handelt. Wenn diese an und für sich nicht unwahrscheinliche Annahme sich bestätigen ließe, so wüßte ich gegen die Voß'sche Modifikation des Lateralgeotropismus nichts einzuwenden; wenigstens was die Bewegungen einer frei nutierenden Pflanze anbetrifft. Eine andere Frage — die aber über mein Thema hinausgeht — ist es. ob sich die Nutationsbewegungen einer um eine Stütze windenden Pflanze auf diese Weise erklären lassen. Es kam also für mich, wenn ich den eben definierten Einwand entkräften wollte, darauf an, nachzuweisen, daß die Abflachung bzw. Senkung zu Beginn der beschriebenen Versuche keine lateralgeotropischen Nachwirkungen sind. Zu diesem Zwecke machte ich eine Reihe von Versuchen, für die ich die Anregung den bekannten Arbeiten Czapek's über den Geotropismus orthotroper Organe[1]) verdanke. Dieser Forscher

1) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. XXVII, pag. 243—339.

hat nachgewiesen, daß unter gewissen Bedingungen, die das Wachstum sistieren, ohne das Plasma zu töten, ein geotropischer Reiz perzipiert wird, dessen Wirkung dann aber erst zutage tritt, wenn der Starrezustand aufgehoben ist. Solche Bedingungen sind z. B. ein Aufenthalt der betreffenden Organe in einer Wasserstoffatmosphäre und in kalter oder von Chloroform gesättigter Luft. Ich glaubte nun annehmen zu dürfen, daß der Lateralgeotropismus, wenn er überhaupt vorhanden ist, auch diese Erscheinung zeigen muß. Wenn man also einen Windesproß im Starrezustand genügend lange lateralgeotropisch reizt, so müßte er nach Aufhebung der die Reaktion hindernden Bedingung eine nur der Reizrichtung entsprechende Bewegung ausführen, da Nachwirkungen von vorhergehenden Reizungen während des Starrezustandes abgeklungen sein müssen.

Auf Grund dieser Überlegung machte ich eine Reihe von Versuchen, bei denen durch Eis gekühlte Luft zur Verhinderung der Reaktion gewählt wurde, weil mir das die geringste Schädigung der Pflanzen zu versprechen schien. Die Versuchsanordnung war folgende: Töpfe mit normal nutierenden Calystegiasprossen wurden unter eine Art doppelwandige Glasglocke gestellt, die mit einer Kältemischung beschickt war. Nach einiger Zeit, wenn die Temperatur auf etwa 5° abgekühlt war, kam die Nutation zum Stillstand. Dann wurden die Pflanzen unter der Glocke bei derselben Temperatur nach dem Schema der Fig. 3 horizontal gelegt. Auf diese Weise wurden sie eine halbe bis ganze Stunde einer lateralgeotropischen Reizung ausgesetzt. Nach dieser Zeit brachte ich sie in derselben Lage in die Zimmertemperatur von etwa 20°. Hier kontrollierte ich in ähnlicher Weise wie bei den früheren Versuchen die bald wieder einsetzenden Bewegungen. Nur wurden die Pflanzen über Koordinatenpapier beobachtet und der jeweilige Stand notiert. Für die Beobachtung der Bewegung in vertikaler Richtung wurde mit Vorteil ein Horizontalmikroskop benutzt. Die Versuche lieferten im wesentlichen vollständig übereinstimmende Resultate. In den ersten 5—10 Minuten war keine Bewegung zu konstatieren; so lange dauerte es offenbar, bis die höhere Temperatur wirksam wurde. Darauf trat eine 5—15 Minuten dauernde deutliche Abflachung ein, die nach dieser Zeit in die umgekehrte Bewegung überging. Mit der Abflachung gleichzeitig ging eine schwache Aufrichtung, die nach dem Aufhören der ersteren sehr viel stärker wurde. Das sind also genau dieselben Bewegungen wie sie in dem ersten Umlegeversuch beschrieben wurden. Die kürzere Dauer und der geringere Betrag der Abflachung erklärt sich wohl zur Genüge aus dem Umstande, daß während der langen

horizontalen Lage in der Kältestarre ein starker negativ geotropischer Reiz induziert werden mußte, dessen Folgen ja oben eingehend geschildert sind.

Wenn man die Abflachung zu Beginn der einfachen Umlegeversuche eventuell noch, wie ich auseinandersetzte, durch einen etwas modifizierten Lateralgeotropismus erklären konnte, so scheint das bei dieser Versuchsanordnung ausgeschlossen. Denn während des Starrezustandes von einer halben bis ganzen Stunde müßte eine lateralgeotropische Nachwirkung beim Übergang in die höhere Temperatur bereits verschwunden sein, da bei der normalen Nutation, die in etwa 2 Stunden einen Umlauf vollendet, die jeweilig lateralgeotropisch gereizte Kante nach einer halben Stunde in den links oben liegenden Quadranten — in der Richtung des Sprosses von hinten nach vorn gesehen — gelangen würde, wo natürlich kein Wachstum mehr stattfinden darf. Es hätte also in der Eisglocke ein starker neuer Reiz in dem rechts unten liegenden Quadranten perzipiert werden müssen. Da die darnach zu erwartende Bewegung, die gleich beim Reaktionsbeginn eine Verstärkung der Krümmung hätte bringen müssen, nicht auftritt, so ist eine seitlich wachstumsfördernde Wirkung der Schwerkraft offenbar nicht vorhanden und man kann die Abflachung nur als eine rein autonome Nutationsbewegung auffassen.

IV.

Ich komme nun zu dem Teil meiner Aufgabe, bei dem es sich darum handelte, diejenigen Versuche zu entkräften, die nach den Verfechtern des Lateralgeotropismus die Unhaltbarkeit der Theorie der autonomen Nutation beweisen sollen.

Noll sagt in seiner „Heterogenen Induktion“ (pag. 46), nachdem er von den Klinostatenversuchen Baranetzky's gesprochen hat: „Durch eine ganz andere Art der Versuchsanstellung gelang es mir ebenfalls zu zeigen, daß die rotierende Nutation keine verstärkte Zirkumnutation sei. Ich ging dabei von folgender Überlegung aus: Ist die Bewegung durch eine gewisse Einwirkung der Schwere auf eine Seitenkante verursacht, so muß ein Stillstand derselben eintreten, sobald dem schwebenden Gipfelteil ein seitliches Hindernis entgegengesetzt wird. Der Druck muß sich dann mit der zunehmenden Spannung im Organ mit der Zeit verstärken. Ist dagegen die Bewegung die Folge von autonomer Zirkumnutation, so muß nach einer gewissen Zeit — wie man leicht findet, nach einem Viertel derjenigen, welche ein ganzer Umgang benötigt — autonom die Unterkante des Organs die Verlängerung erfahren, der Gipfel müßte gehoben werden. Nach einem weiteren Viertel der Um-

gangszeit müßte dann die der ursprünglich geförderten gerade gegenüber liegende Stengelkante sich stärker als alle andern verlängern, was einem verminderten Druck auf das Hindernis oder einem Wegwenden von demselben gleichkommen müßte usw. Es zeigte sich jedoch bei allen Versuchen, daß der Stengel sowohl der rotierenden etiolierten Keimpflanzen wie auch der von normalwüchsigen Schlingpflanzen ständig stärker der Stütze angepreßt wurde, daß beim Aufhalten der rotierenden Bewegung das stärkere Wachstum also nicht mehr rings um den Stengel fortschreitet, sondern auf die eine der Stütze gegenüberliegende horizontale Seitenkante beschränkt blieb. Damit war auf anderem Wege die bisherige, besonders von Darwin herrührende Anschauung von der Natur der rotierenden Nutation als unrichtig erwiesen."

Gegen diese Beweisführung läßt sich zunächst einwenden, daß sie die seit Schwendener's (I) Windearbeit bekannte, und später durch Kolkwitz besonders anschaulich demonstrierte wirkliche antidrome Torsion ganz außer Acht läßt. Diese muß immer auftreten, wenn ein bogenförmig gekrümmtes Organ, das mit dem einem Ende irgendwie befestigt ist, mit dem anderen gegen einen Widerstand drückt. Durch die so entstandene Torsion muß bei einer Windepflanze, die mit einer Stütze in Berührung kommt, die Wachstumszone passiv von der Unterseite auf die Hinterseite gedreht werden. Auf diese Weise erklärt sich wenigstens ein Teil der von Noll angeführten Erscheinung. Es fragt sich allerdings, ob die mechanischen Torsionen ausgiebig genug sind, um dauernd das Fortschreiten der Wachstumszone zu kompensieren. Es ist das nicht ganz leicht festzustellen, weil die Umlaufszeit ziemlichen Schwankungsn unterliegt. Nach einer Reihe von Beobachtungen schien es mir aber, daß die antidrome Torsion hierfür nicht ausreicht. Bei einem Exemplar von Pharbitis hispida z. B. betrug sie in 1 Stunde etwa 80°, während der ganze Umlauf in 2—3 Stunden ausgeführt wird, so daß man mindestens 120° hätte erwarten sollen. Der gegen eine Stütze gedrückte Windesproß muß aber noch auf eine andere Weise mechanisch daran gehindert werden, nach einem Viertel des Nutationsumlaufes sich aufzurichten. Er bewegt sich ja nicht frei, sondern müßte an der Stütze hinaufgleiten und hätte, da er in der ersten Phase stark gegen diese gedrückt ist, einen beträchtlichen Reibungswiderstand zu überwinden. Wenn man diesen Reibungswiderstand ausschaltet, so muß die Differenz, die zwischen dem Weiterwandern der autonomen Wachstumszone und ihrer Rückdrehung durch die antidrome Torsion besteht, durch eine Aufrichtung des Sprosses erkennbar werden. Ich habe mir hierfür einen kleinen Apparat machen lassen, den die Fig. 11

veranschaulicht. Es ist eine Art Zeiger am Bogen, nur daß der Sproß, dessen Wachstum gemessen werden soll, nicht indirekt durch einen über eine Rolle laufenden Faden den Zeiger in Bewegung setzt, sondern durch direkte Hebung des kürzeren Armes. Dieser trägt an seinem Ende ein Widerlager *a*, während der viermal so lange andere Arm *b* vor einer bogenförmigen Skala spielt. Im Drehpunkte *c* läuft der Zeiger, der natürlich genau ausbalanziert ist, mit der Spitze in kleinen Messingpfannen. Vorn unten an der Skala ist ein stabförmiger Halter *d* angebracht, mit dem man den Apparat an einem Stativ befestigen kann. Für den Versuch wird der Nutationsmesser, wie ich vielleicht sagen darf, so gerichtet, daß die Endknospe *e* eines Windesprosses *f* gegen das Widerlager *a* drückt. Wenn dann das Wachstum auf die Unterseite rückt, so muß der Sproß sich heben, und der Zeiger *b* sich um den vierfachen Betrag senken. Da die Skala in Millimeter geteilt ist, so bedeutet eine Senkung um 4 mm eine Hebung des Sprosses um 1 mm.

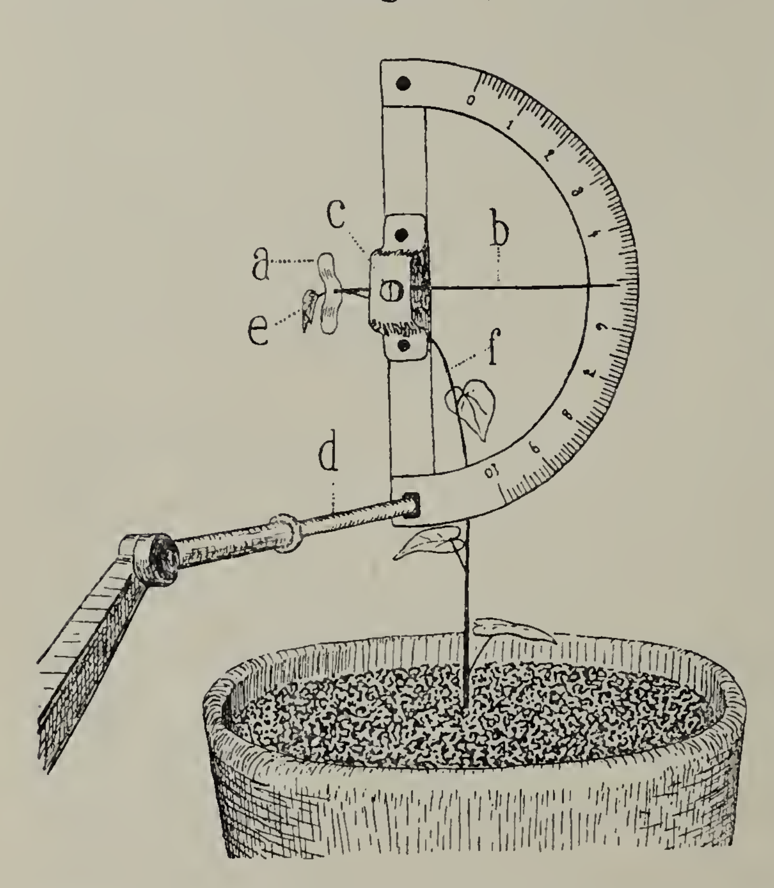


Fig. 11. Apparat zur Konstatierung der auf die Unterseite des Sprosses wandernden Wachstumszone. Erklärung im Text.

Ich will jetzt einige der Versuchsergebnisse mitteilen:

1		2		3		4	
Calystegia dahurica		Calystegia dahurica		Convolvulus sepium		Pharbitis hispida	
Zeit	Skala	Zeit	Skala	Zeit	Skala	Zeit	Skala
3^{43}	52	4^{15}	61	10^{00}	52	9^{13}	55
3^{53}	51	4^{30}	61	10^{10}	57,5	9^{28}	54,5
4^{03}	47,5	4^{45}	66	10^{15}	66	9^{46}	54
4^{13}	47	5^{05}	72	10^{20}	67,5	10^{00}	53
4^{23}	47,5	5^{15}	78	10^{25}	71	10^{26}	54
4^{28}	51,5	5^{25}	92	10^{30}	74	10^{35}	56
4^{33}	56			10^{35}	80	10^{50}	58
4^{38}	63,5					11^{00}	60
4^{43}	68,5					11^{10}	62
4^{48}	74,5					11^{40}	72,5
						12^{04}	79
						12^{22}	80,5

Diese Versuche und viele andere, die ich anstellte, stimmen darin überein, daß nach einer gewissen Zeit eine energische Aufrichtung des Windesprosses eintritt. Im einzelnen zeigen sich allerdings manche Verschiedenheiten. Es fällt z. B. auf, daß häufig zuerst eine schwache Senkung des Sprosses zu konstatieren ist (s. Versuch 1 und 4). Das ist wahrscheinlich so zu erklären, daß in diesen Fällen die Knospe *e* nicht genau gegen den Mittelpunkt des Widerlagers *a* gedrückt hat, sondern an eine etwas tiefere Stelle. Es ist nämlich nicht immer ganz leicht, den Apparat richtig zu orientieren, ohne dabei die Knospe aus ihrer natürlichen Lage zu bringen. Abgesehen von diesen kleinen, auf experimentelle Schwierigkeiten zurückzuführenden Schwankungen zeigt sich zunächst gewöhnlich kein Ausschlag des Zeigers. Der Sproß verstärkt während dieser Zeit, die bei Calystegia gewöhnlich eine halbe Stunde dauert, nur seinen Druck gegen das Widerlager, wie man leicht am Vorschnellen der Knospe beim Wegnehmen des Nutationsmessers konstatieren kann. Dann beginnt ein erst langsames, allmählich immer schneller werdendes Sinken des Zeigers. Diese Bewegung beweist, daß die Wachstumszone autonom auf die Unterseite des Sprosses wandert, womit die Forderung, die Noll stellt: „ . . . der Gipfel müßte gehoben werden“, erfüllt ist. Ein Abwenden von dem Widerlager findet allerdings nicht statt, und zwar weil während des Versuches durch den Druck gegen das Widerlager eine starke antidrome Torsion entstanden ist, die die Wachstumszone zurückdreht. Gegen Ende des Versuches pflegt bei sehr lebhaft wachsenden Sprossen sich die Endknospe durch vollständige Aufrichtung von dem Apparat zu befreien und normal weiter zu nutieren. Bei langsamer wachsenden Exemplaren dagegen beginnt der über das Widerlager hinausragende Teil Bewegungen, wie wir sie bei den Versuchen mit horizontal gelegten Sprossen geschildert haben, die schließlich zu Windungen um den Nutationsmesser führen.

Gegen diese Versuche könnte vielleicht der Einwand gemacht werden, daß die Hebung der Endknospe, die ja immer erst nach etwa einer halben Stunde auftritt, durch einen während dieser Zeit induzierten negativ-geotropischen Reiz hervorgerufen wäre. Ich habe deshalb auch einige Messungen vorgenommen, bei denen die Pflanzen vertikal nach unten gerichtet an den Apparat gestellt wurden. Einen solchen Versuch will ich hier mitteilen:

Calystegia dahurica, umgekehrt an den Nutationsmesser gestellt[1]).

---

1) Die Versuchsordnung kann man sich leicht klar machen, wenn man Fig. 11 auf den Kopf stellt.

10^{15}	. . . .	61,
10^{50}	. . . .	71,
11^{00}	. . . .	72.

Es war also eine Hebung des Zeigers eingetreten, die eine Streckung des Sprosses entgegen dem negativem Geotropismus zeigt. Nach 11 Uhr begann der Sproß sich vom Zeiger abzuheben. Diese letzte Erscheinung erklärt sich ebenso wie die starke Abflachung in dem Umlegeversuch nach Schema der Fig. 4. Ich brauche deshalb hier nicht weiter darauf einzugehen.

V.

Eine zweite Versuchsreihe, die Noll angestellt hat, um seine Theorie zu stützen, beruht auf seiner Vorstellung der geotropischen „Reizfelder“ (III). Diese sollten „der geometrisch bestimmte, empirische Ausdruck der unbekannten geotropischen Reizstruktur“ (IV) durch die Schwerkraft in ihrer Wachstumsrichtung beeinflußter Pflanzenorgane sein. Diese Reizfelder, über deren Ableitung ich mich hier natürlich nicht auslassen kann, sollten bei den Windepflanzen so orientiert sein, wie es Fig. 12 *L* für Links- und Fig. 12 *R* für Rechtswinder angibt. Beides sind Querschnitte durch die Sprosse in der horizontal schwebenden Region von hinten nach vorn gesehen. Die Halbkreise geben die Lage der Reizfelder und die Pfeile die Richtung der Schwerkraftswirkung an. Man sieht, wie bei den Linkswindern die Schwerkraft nur auf die rechte und bei Rechtswindern nur auf die linke Kante wirken müßte. Noll schloß nun aus seinem Schema, daß man durch Anwendung der Zentrifugalkraft, deren Wirkung bei vertikaler Rotationsachse senkrecht zur Schwerkraftswirkung gerichtet ist, bei Windepflanzen besondere Wachstumserscheinungen müsse hervorrufen können, nämlich je nach der Versuchsanordnung ein Heben oder Senken der Endknospe. Die schematische Fig. 13 wird dies besser a [illegible] ungen zeigen. *A* und *B* stellen die Querschnitte zweier von hinten nach vorn gesehener Windesprosse in ihren horizontalen

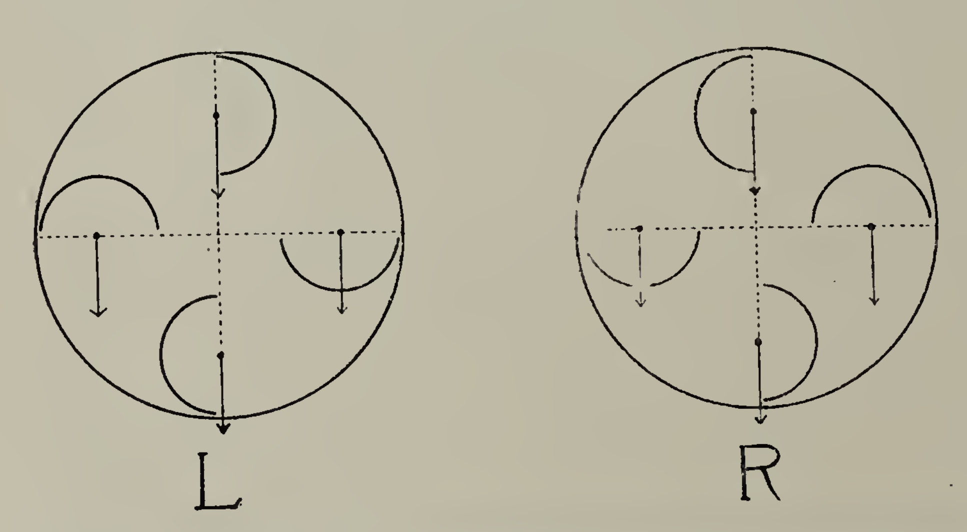


Fig. 12. Schema für die Wirkung der Noll'schen Reizfelder bei Windepflanzen. Erklärung im Text.

Teilen dar, die sich auf den beiden entgegengesetzten Rändern einer Zentrifuge befinden. *R* deutet die Rotationsachse an und die horizontalen Pfeile die Wirkung der Fliehkraft. Auf die Bedeutung der mit *T* und *W* bezeichneten peripheren Pfeile, sowie der Schraffierung des einen Quadranten werde ich später eingehen. Man sieht ohne weiteres, daß im Falle *A* eine Hebung und im Falle *B* eine Senkung der Endknospe eintreten muß. Noll hat nun bei seinen Zentrifugalversuchen diese Vorhersage bestätigt gefunden, und ich kann auf Grund zahlreicher, vielfach variierter Versuche ebenfalls sagen, daß das Heben bzw. Sinken der Endknospe regelmäßig zu beobachten ist, wenn man genügend vorsichtig experimentiert. Man muß vor allem dafür sorgen, daß die Schleuderkraft nicht die Wachstumsenergie der Sprosse übersteigt. Wenn man zu lange und zu zarte Schößlinge nimmt, werden

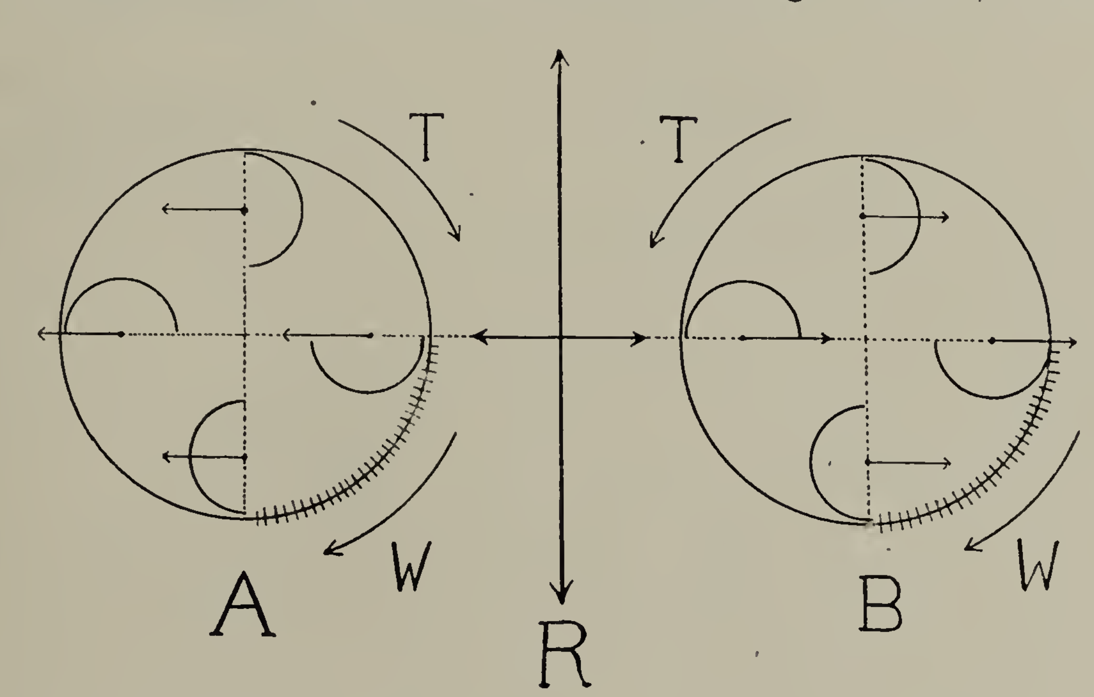


Fig. 13. Schema für die Wirkung der Noll-schen Reizfelder bei Windepflanzen, die auf eine Zentrifuge gebracht sind. Erklärung im Text.

die Knospen nach außen geschleudert und die Wachstumskrümmungen können nicht zum Ausdruck kommen. Man muß deshalb kräftige, in kurzem Bogen nutierende Pflanzen nehmen und die Geschwindigkeit nicht über 100—120 Umdrehungen in der Minute steigern. Auch die Umdrehungsrichtung ist nicht ohne Bedeutung; im allgemeinen wird es am zweckmäßigsten sein, die konvexe Seite des Krümmungsbogens vorangehen zu lassen. Wenn man diese Vorsichtsmaßregeln beachtet, so tritt die entsprechende Bewegung gewöhnlich schon in der ersten halben Stunde des Versuchs ein. Ehe ich auf die Frage eingehe, ob sich diese Erscheinungen nicht auch ohne Hilfe des Noll'schen Lateralgeotropismus und seiner Reizfelder erklären lassen, will ich einen Versuch schildern, der zeigt, daß durchaus nicht alle auf der Zentrifuge zu beobachtenden Wachstumserscheinungen mit der Noll'schen Theorie übereinstimmen.

Es handelt sich um das Zentrifugieren von horizontal nach außen gerichteten Pflanzen. Die beiden oberen Skizzen der Fig. 14 veranschaulichen die Versuchsanordnung. Zu beachten ist dabei, daß zu Anfang eine mechanische Geradestreckung der Sprosse durch die Fliehkraft vermieden werden muß. Ich habe deshalb die Sprosse durch einen lose umgelegten Seidenfaden festgehalten, der wieder an einem quer um den Topf gespannten Faden befestigt war. Der Seidenfaden muß aber dem Sproß soviel Bewegungsfreiheit lassen, daß man die Nutationstendenz erkennen kann. Eine kurze Überlegung zeigt nämlich, daß die Zentrifugalkraft in diesem Fall nach der Noll'schen Auf-

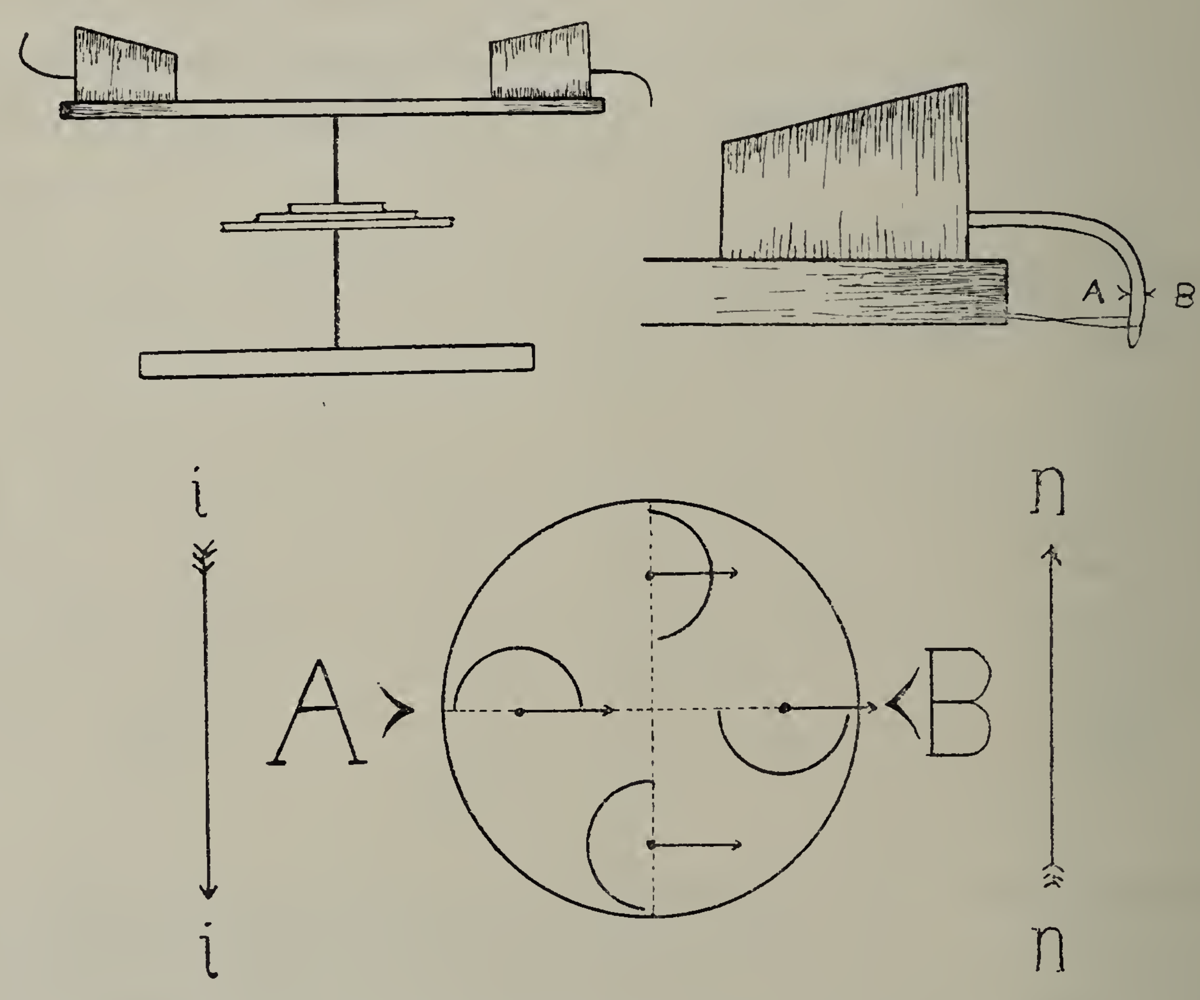


Fig. 14. Zentrifugieren horizontal gelegter und nach außen gerichteter Pflanzen. Erklärung im Text.

fassung eine Nutation nach rechts zur Folge haben müßte. Wenn wir uns einen Querschnitt an der bei dem größeren Topf mit *A B* bezeichneten Stelle denken, so müßte der die in dem Schema *A B* dargestellte Reizfelderanordnung zeigen. Man sieht, daß die Zentrifugalkraft wachstumsfördernd auf die linke Kante des Sprosses wirken müßte, so daß eine Nutation nach rechts in der Pfeilrichtung *i—i* eintreten müßte. Das war aber nie zu beobachten, sondern immer nur ein normales Nutieren nach links in der Pfeilrichtung *n—n*. Ob bei diesen Versuchen die Endknospe nach oben oder nach unten, nach vorn oder

nach hinten gerichtet wird, ist prinzipiell ganz einerlei. Immer fordert die Noll'sche Theorie ein Nutieren nach rechts, während tatsächlich nur die normale Nutationsbewegung auftritt.

Nachdem wir so gesehen haben, daß man unter Umständen auf der Zentrifuge Bewegungen erzielen kann, die mit der Noll'schen Erklärung im Widerspruch stehen, ergibt sich die Notwendigkeit, auch für die Erscheinung des Hebens bzw. Senkens der Endknospe in den anderen Versuchen eine neue Erklärungsweise zu suchen. Dabei kommt uns wieder die Ambronn'sche Entdeckung der geotropischen Torsionen zu Hilfe. Diese zeigt ja, daß bei der Einwirkung der Schwerkraft auf bogenförmig in der Horizontalen gekrümmte Organe Torsionen entstehen müssen, die in bezug auf die Form der Krümmung immer antidrom, in bezug auf die Wanderungsrichtung der Wachstumszone aber bald antidrom — beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 3 — bald homodrom — beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 4 — verlaufen müssen. Wir sahen dann, daß diese Erscheinungen die starke Einkrümmung beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 3 und die Geradestreckung beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 4 leicht verständlich machen. Da man nun die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann, so muß das, was für die Wirkung der einen bei horizontal liegenden Krümmungen gilt, auch für die Wirkung der anderen bei vertikal in der Tangentialebene der Zentrifuge aufgestellten Krümmungen gelten. Wenn man darauf hin die in Fig. 13 im Querschnitt auf der Zentrifuge dargestellten Sprosse prüft, so zeigt sich, daß der Sproß B im selben Verhältnis zur Zentrifugalkraft steht, wie die Sprosse der Fig. 3 zur Schwerkraft und daß sich der Sproß A so verhält, wie die Sprosse der Fig. 4. Deshalb muß man in den beiden Fällen eine entgegengesetzte Torsion erwarten, wie es in der Fig. 13 durch die mit T bezeichneten Pfeile angedeutet ist. Um zu zeigen, welchen Einfluß die Torsion auf die Wachstumszone haben muß, habe ich ihre Lage durch Schraffierung der Peripherie angegeben und die Richtung ihrer Wanderung durch die mit W bezeichneten Pfeile angedeutet. Im Falle A sind Torsions- und Nutationsrichtung gleich gerichtet, im Falle B wirken sie einander entgegen. Im Falle A wird also die Wanderung der Wachstumszone nach unten noch befördert, im Falle B dagegen wird sie nach oben zurückgedreht. Die Senkung der Endknospe im Falle B ist also ohne weiteres verständlich; daß im Falle A eine Hebung eintritt, trotzdem wir nach den Überlegungen auf pag. 124 annehmen sollten, daß das Eigengewicht dieses verhindern müßte, erklärt sich dadurch, daß infolge der schnellen Rotation auch das Eigengewicht

nicht mehr senkrecht, sondern in der aus Schwerkraft und Zentrifugalkraft resultierenden Diagonale wirkt. Messungen über die Größe der Torsionen ließen sich auf der Zentrifuge schwer ausführen. An der Stellung der Blattstiele konnte ich aber ihr Vorhandensein deutlich genug konstatieren. Die Versuche zeigen also, daß das Heben bzw. Senken der Endknospe auf der Zentrifuge sich auch ohne Noll's Lateralgeotropismus einfach durch das Zusammenwirken von autonomer Nutation und negativem Geotropismus (in seiner durch die Rotation modifizierten Form) erklären lassen. Außerdem bemerkt man aber noch eine audere interessante Erscheinung, die sich wohl mit der Theorie der autonomen Nutation, aber nicht mit dem Lateralgeotropismus vereinigen läßt. Man beobachtet nämlich häufig bei Sprossen, die der Fig. 13 *A* entsprechend auf der Zentrifuge gedreht werden, eine Nutation nach rechts, deren Größe wechselnd ist, aber nie über 180^0 hinausgeht. Sie ist nicht immer leicht festzustellen, weil meistens die oben geschilderte Hebung des Sprosses vorausgegangen ist. Ihr Auftreten, das von Noll anscheinend übersehen wurde, ist von seinem Standpunkt aus sehr schwer zu verstehen, während man es direkt erwarten muß, wenn man annimmt, daß die Wachstumszone selbständig weiter wandert. Denn da die Torsion im Falle *A* das Fortschreiten der Wachstumszone noch begünstigt, muß diese bald auf die linke Seite kommen und eine Bewegung nach rechts auslösen, weil das für die normale Nutationsbewegung nötige Eigengewicht (s. pag. 124) auf der Zentrifuge nicht mehr in vertikaler Richtung wirken kann.

Ich möchte jetzt noch eine Beobachtung schildern, die, streng genommen, nicht in den Rahmen dieses Aufsatzes — der ja nur die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen behandeln sollte — gehört, denn es handelt sich um das Verhalten älterer, um eine Stütze geschlungener Pflanzen auf der Zentrifuge. Wenn man diese in aufrechter Stellung schnell um die vertikale Achse rotieren läßt, so wickeln sich die obersten ein bis zwei Windungen von der Stütze ab. Ich habe das auf Taf. IX, Fig. 1—9, nach photographischen Aufnahmen dargestellt, bemerke aber dazu, daß aus äußeren Gründen längst nicht der auffälligste Fall für die Aufnahmen verwendet werden konnte. Manchmal erstreckt sich die Abwicklung, wie gesagt, auf die ganzen zwei obersten Windungen. Bei lebhaft wachsenden Pflanzen war die Strecke länger als bei langsam wachsenden; offenbar war es immer die noch wachstumsfähige Region, die sich abwickelte. Das Abwickeln erfolgt nicht plötzlich, sondern ist gewöhnlich erst 8—10 Stunden nach Beginn des Versuches

beendigt (s. die Figurenerklärung zu Taf. IX). Eine ausreichende Erklärung für diese Erscheinung zu geben, war mir bisher unmöglich. Ich möchte aber auf die große Ähnlichkeit hinweisen, die zwischen dem Verhalten älterer Windepflanzen auf der Zentrifuge und solchen auf dem Klinostaten besteht: In beiden Fällen wickeln sich die noch wachstumsfähigen Partien von der Stütze ab. Das Abwickeln auf dem Klinostaten schien bisher für den Lateralgeotropismus zu zeugen: Da die Pflanze der Wirkung der Schwerkraft entzogen war, sollte sie sich durch Rektipetalität gerade strecken. Auf der Zentrifuge wird nun aber dieselbe Erscheinung nicht bei Ausschluß der Schwerkraft, sondern bei ihrem Ersatz durch die seitlich wirkende Zentrifugalkraft hervorgerufen. Demnach müßten die Pflanzen sich auch abwickeln, wenn man sie einfach horizontal legt, was aber nicht eintritt, wie man sich leicht überzeugen kann. Deshalb scheint es mir wahrscheinlicher, daß das Abwickeln in beiden Fällen als eine Art Schockwirkung aufzufassen ist. Wenn diese Auffassung sich bestätigen sollte, würde das Verhalten der Windepflanzen auf dem Klinostaten viel von der ihm noch anhaftenden Rätselhaftigkeit verlieren.

Hat die Windepflanze sich abgewickelt, so beginnt das, was man nach Analogie der Zentrifugalversuche mit anderen Pflanzen sofort erwarten sollte: Sie winden zentripetal nach innen (s. Taf. IX, Fig. 8 und 9), und zwar bis sie die Rotationsachse erreicht haben. Hat man dort eine Stütze angebracht, so winden sie nun wieder senkrecht nach oben (s. Taf. X). Dies ist ja nichts auffallendes, aber ich glaubte es doch hervorheben und auch abbilden zu sollen, weil man mit Windepflanzen und speziell mit Calystegien die Wirkung der Zentrifugalkraft so leicht und sicher demonstrieren kann, daß sie sich ausgezeichnet zu Vorlesungsversuchen eignen. Ich habe deshalb in der Figurenerklärung der Tafeln auch einige Angaben über die Versuchsanordnung gegeben.

Noch weniger zugunsten des Lateralgeotropismus als die Zentrifugalversuche sprechen die Angaben Noll's, daß er aus abgeschnittenen Sprossen von Convolvulus, dadurch, daß er sie an der Spitze festgeklemmt habe und das basale abgeschnittene Ende frei habe nutieren lassen, Rechtswinder gemacht habe. Er erklärt das mit Hilfe seiner Reizfelder, aber eine einfache Überlegung zeigt, daß diese Erscheinung auch vom Standpunkt der autonomen Nutationstheorie leicht verständlich ist. Wenn man einen nach links nutierenden Krümmungsbogen abschneidet und mit der Spitze in einer Klemme befestigt, so wird die rechte Flanke zur linken und umgekehrt, die Wachstumszone wandert

also nicht mehr von rechts über unten nach links, sondern von links über unten nach rechts. Naturgemäß muß infolgedessen der bisher nach links nutierende Sproß sich nach rechts bewegen, solange er überhaupt im abgeschnittenen Zustande leben kann.

Schluß.

Ich glaube, daß aus meinen Auseinandersetzungen folgendes hervorgeht: Alle an jungen nutierenden Windesprossen auftretenden Wachstumserscheinungen können durch Zusammenwirken von autonomer rotierender Nutation und negativem Geotropismus erklärt werden. Der Lateralgeotropismus Noll's ist schon theoretisch ein Unding, und seine Versuche, die Theorie experimentell zu stützen, können nicht als beweiskräftig gelten. Die einzige Tatsache, die für einen Zusammenhang zwischen Schwerkraft und rotierender Nutation spricht, ist die von Baranetzky entdeckte unregelmäßige Bewegung auf dem Klinostaten. Vielleicht gibt das von mir geschilderte Verhalten auf der Zentrifuge einen Hinweis, auf welchem Wege dieses Problem zu lösen ist. Wenn sich später doch herausstellen sollte, daß die Schwerkraft ein für das Zustandekommen der rotierenden Nutation notwendiger Faktor ist, so muß ihre Einwirkung jedenfalls auf einem ganz anderen und viel komplizierterem Wege vor sich gehen als Baranetzky, Noll oder Wortmann sich das vorgestellt haben. Denn auch des letzteren Theorie, wonach auf dem Klinostaten als Grundform der Windebewegung eine undulierende Nutation auftreten soll, die in der Natur durch die Schwerkraft in die rotierende Form übergeführt wird, kann unsere Erkenntnis nicht erweitern. Alles was im vorhergehenden gegen die Noll'sche Theorie vorgebracht wurde, spricht ebenso gegen die Wortmann'sche Auffassung. Ob das stärkere Wachstum einer Kante direkt durch die Schwerkraft hervorgerufen wird oder ob eine Kante autonom stärker wächst als die übrigen, die Lage dieser Kante aber von der Schwerkraft abhängt, ist für die Praxis natürlich ganz einerlei.

Die hier geschilderten Untersuchungen wurden in den Sommern 1909 und 1910 im pflanzenphysiologischen Institut der Kgl. Gärtnerlehranstalt zu Dahlem bei Berlin ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Institutsleiter, Herrn Dr. G. Höstermann, für sein liebenswürdiges Entgegenkommen und seine mannigfache Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

Literatur.

Ambronn, H. (I), Über heliotropische und geotropische Torsionen. (Vorläufige Mitteilung). Ber. d. D. bot. Ges. 1884, H. 2, pag. 183—190.

Ders. (II), Zur Mechanik des Windens. Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1884, pag. 136—184; 1885, pag. 132—188.

Ders. (III), Einige Bemerkungen zu den Abhandlungen des Herrn Wortmann: „Theorie des Windens“ und „Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen“. Ber. d. D. bot. Ges. 1886, H. 4, pag. 369—375.

Baranetzky, I., Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mémoires de l'Acad. imper. des scienc. de St.-Pétersburg 1883, VIIe Série, Tome XXXI, Nr. 8, pag. 1—73.

Czapek, F., Beobachtungen an tropischen Windepflanzen. Ann. du Jard. de Buitenzorg 1909, 2e Sér., Suppl. III, pag. 35—46.

Darwin, Ch. (I), On the movements and habits of climbing plants. Journ. of Linn. Soc. 1865, H. 9, pag. 1—118.

Ders. (II), Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Aus d. Engl. von J. V. Carus. 2. Aufl., Stuttgart 1899, pag. 1—160.

Duchartre, M. P., Expériences relatives à l'influence de la lumière sur l'enroulement des tiges. Compt. rend. 1865, Tome LXI, 1142—1148.

Dutrochet, M. (I), Des mouvements révolutifs spontanés qui s'observent chez les végétaux. Ann. des sc. nat., 2e sér., 1843, Tome XX, pag. 306—329.

Ders. (II), Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux et sur la cause de ce phénomène. Ann. des sc. nat. 1844, 3e sér., Tome II, pag. 156—167.

Ders. (III), Wörtlicher Abdruck des Vorigen. Compt. rend. 1844, Bd. XIX, pag. 295—303.

Kohl, F. G., Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. XV, pag. 327—360.

Kolkwitz, R., Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. D. bot. Ges. 1895, H. 13, pag. 495—517.

Leon, L., Recherches nouvelles sur la cause du mouvement spiral des tiges volubles. Bull. Bot. Soc. de France, 1858, Nr. 5, pag. 351—356, pag. 610—614.

Mohl, H., Über den Bau u. das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

Noll, F. (I), Über rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. Vorläufige Mitteilung. Bot. Zeitg. 1885. Nr. 43, pag. 664—670.

Ders. (II), Bemerkung zu Schwendener's, Erwiderung auf die Wortmann'sche Theorie des Windens. 1886, Bot. Zeitg. Nr. 40, pag. 738—740.

Ders. (III), Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrages zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.

Ders. (IV), Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 1901, zweite Hälfte A., pag. 92.

Ders. (V), Bonner Lehrbuch. 8. Aufl. Jena 1906, pag. 237—240.

Palm, L. H., Über das Winden der Pflanzen. Stuttgart 1827.

Sachs, J. (I), Notiz über Schlingpflanzen. Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. II, Leipzig 1882, pag. 719—722.

Ders. (II), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887, pag. 702—714.

Schwendener, S. (I), Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin, Dez. 1881, pag. 1077—1112.

Ders. (II), Zur Kenntnis der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Erwiderung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII, pag. 372—376.

Schwendener, S. (III), Zur Wortmann'schen Theorie des Windens. Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1886, II. Halbband, pag. 663—672.

Voss, W., Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Zeitg. 1902, Bd. LX, pag. 231—252.

de Vries, H., Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arbeit d. bot. Instit. in Würzburg, Bd. I, Leipzig 1874, pag. 317—342.

Wortmann, J. (I), Theorie des Windens. Bot. Zeitg. 1886, Bd. XLIV, pag. 273—366.

Ders. (II), Einige Bemerkungen zu der von Schwendener gegen meine Theorie des Windens gerichteten Erwiderung. Bot. Zeitg. 1886, Bd. XLIV, pag. 601—612.

Ders. (III), Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen. Bot. Zeitg. 1886, Nr. 44. pag. 617—690.

Figurenerklärung zu Tafel IX und X.

Tafel IX.

Der weiße Bindfaden ist in der Richtung eines Radius der Zentrifuge gespannt, so daß an ihm die Orientierung der Pflanze zu erkennen ist.

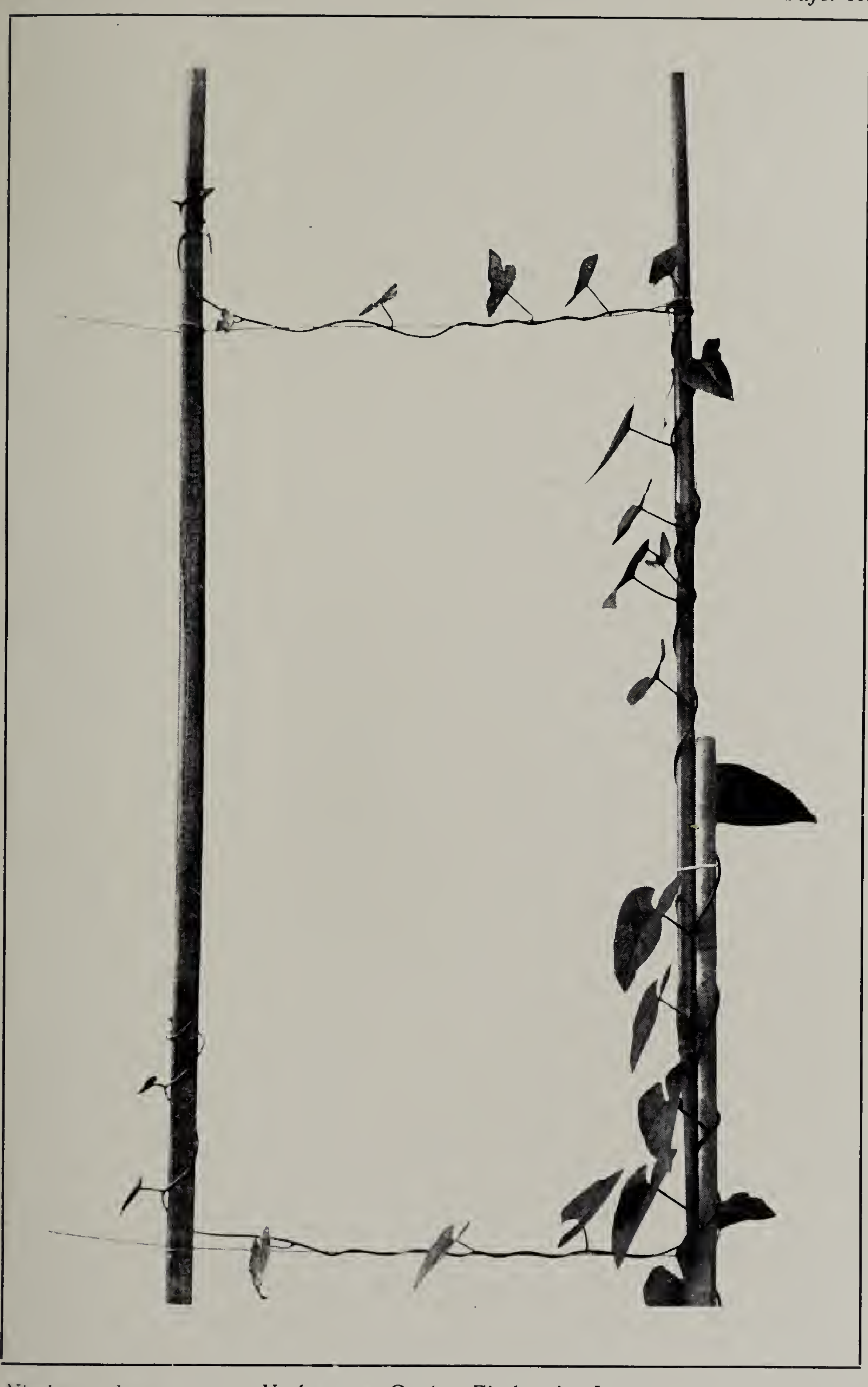
Fig. 1.	8.	Juni	1910.	10^{30}	bei Beginn des Versuches.
„ 2.	8.	„	1910.	11^{40}	
„ 3.	8.	„	1910.	1^{00}	
„ 4.	8.	„	1910.	3^{00}	
„ 5.	8.	„	1910.	4^{00}	
„ 6.	8.	„	1910.	5^{00}	
„ 7.	8.	„	1910.	6^{30}	
„ 8.	9.	„	1910.	9^{20}	
„ 9.	10.	„	1910.	9^{00}	

Tafel X.

Die Bindfäden sind in der Richtung eines Radius der Zentrifuge gespannt. Der Stab rechts ist die Stütze des zentrifugierten Topfes und der links eine Verlängerung der Rotationsachse. Die Abbildung zeigt die Pflanze nach sechstägiger ununterbrochener Rotation. Die Zentrifuge besteht aus einer 2,5 cm dicken Holzscheibe von 70 cm Durchmesser. Dicht am Rande der Scheibe sind an zwei gegenüberliegenden Stellen zwei kreisrunde Löcher mit nach unten konisch zulaufendem Rande zur Aufnahme der Töpfe eingeschnitten. Um ein Herausschleudern der Töpfe zu verhindern, sind um die Löcher vier Winkeleisen befestigt, an denen die Töpfe festgebunden werden können. Die Scheibe wird durch eine 40 cm hohe eiserne Achse von 1 cm Durchmesser getragen. Diese Achse ist mit Hilfe von zwei doppelt geknickten Winkeleisen drehbar auf einem schweren Holzkreuz befestigt und läuft auf einer kleinen Messingplatte. Die Achse trägt noch drei gedrechselte Holzscheiben von 1 cm dicke und 8, 14 und 20 cm Durchmesser, die alle eine ringsum laufende Einkerbung besitzen für den Faden, der die Zentrifuge mit der Antriebsvorrichtung verbindet. Als solche dient eine einfache Wasserturbine, die an die Leitung angeschlossen ist. Durch Regulierung des Wasserzuflusses und Benutzung der verschieden großen Scheiben läßt sich jede gewünschte Umdrehungsgeschwindigkeit erzielen. Zur Erzielung eines gleichmäßigen Ganges muß darauf geachtet werden, das beide Töpfe gleich schwer sind. Um ein Herausschleudern der Erde zu verhindern bindet man am besten Watte auf die Töpfe.



Nienburg phot. Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Nienburg phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die Verpilzung der Lebermoosrhizoiden.

Von **A. J. M. Garjeanne**, Venlo.

(Mit Tafel XI u. XII und 9 Abbildungen im Text.)

In den Jahren 1902 und 1903 war ich in der Lage, eine größere Zahl von in den Niederlanden vorkommenden Lebermoosen auf das Vorhandensein von Hyphen in den Rhizoiden zu prüfen [1]). Bekanntlich waren solche Hyphen schon vor vielen Jahren gefunden worden und speziell nach den Untersuchungen von Golenkin und Němec wurden sie als Mykorrhizen aufgefaßt.

Für diese Auffassung sprechen mehrere Eigentümlichkeiten dieser Bildungen. So werden in sehr vielen Fällen die Nachbarzellen der Rhizoidinitialen nicht zerstört oder auch nur erkrankt; die Pilzhyphen bleiben in vielen Fällen auf die Rhizoiden beschränkt; die in der Luft wachsenden Rhizoiden sind häufig pilzfrei, auch wenn die im Boden wachsenden Rhizoiden desselben Stämmchens stark verpilzt sind usw. Sehr merkwürdig ist auch die Struktur der Mykorrhiza bei Calypogeia, wie sie von Němec ausführlich beschrieben wurde und von mir in den Niederlanden beobachtet werden konnte.

Gegen die Mykorrhizanatur der Verpilzungen sprechen u. a. folgende Umstände: Nicht alle Lebermoose mit verpilzten Hyphen sind Humusbewohner, dagegen fand man echte Humusbewohner immer oder doch sehr häufig pilzfrei. Weiter findet man bisweilen zwischen stark verpilzten Exemplaren solche, welche nur oder fast nur intakte Rhizoiden aufweisen und welche doch äußerlich nicht von den verpilzten Exemplaren zu unterscheiden sind. Einen deutlich günstigen Einfluß hat die Lebermoosmykorrhiza also wohl nicht.

Ebensowenig gelingt es aber einen schädlichen Einfluß zu beweisen. Zwar sterben bisweilen verpilzte Zellen ab, aber das sind doch nur wenige und man kann kaum annehmen, daß dadurch die Pflanze merkbar geschwächt wird.

Schon 1903 bekam ich aber die Überzeugung, daß eine nützliche Einwirkung der Mykorrhizabildungen eigentlich nur in Analogie mit den besser bekannten Fällen bei Phanerogamen vermutet wird; dagegen eine schädliche Wirkung, wenn meistens auch gering, direkt beobachtet werden konnte.

---

1) A. J. M. Garjeanne, Über die Mykorrhiza der Lebermoose. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 471 ff.

Fast gleichzeitig mit meinen Beobachtungen hatte Peklo die Mykorrhiza der Lebermoose in Böhmen untersucht[1]). In der Einleitung seiner Arbeit gibt er eine Übersicht der verschiedenen Meinungen, welche man sich über die Bedeutung der Mykorrhiza im allgemeinen geformt hat. In dem Abschnitt über die Jungermanniae foliosae konstatiert er, daß er die foliösen Jungermannien nicht nitratfrei fand (was nach Stahl eine Eigenschaft der echten Mykorrhizenpflanzen sein würde). Ebensowenig fehlte die Verpilzung bei stärkeführenden Arten, während nach Stahl stärkebildende Pflanzen nicht sehr häufig eine Mykorrhiza ausbilden.

Auch Peklo[2]) beobachtete das Regellose der Verpilzungen. An demselben Standorte waren einige Arten verpilzt, während andere, z. B. die foliösen Jungermannien pilzfrei waren.

Vergleichen wir hiermit die Sachlage bei den typisch mykotrophen Pflanzen, so sehen wir hier eine weitgehende Wechselwirkung zwischen Pilz und Wirtspflanze. Wie z. B. Burgeff[3]) bei den Orchideen gezeigt hat, kommen viele Arten über die ersten Keimungsstadien kaum hinaus, wenn die Infektion mit dem Pilze unterbleibt. Hier ist also die Mykorrhiza eine unerläßliche Bedingung für die Entwicklung, und man wäre fast geneigt unsere Orchideen als eine Art Doppelwesen zu betrachten, etwa in demselben Grade wie einige Flechtenarten. Jedenfalls liegt hier wohl, wie auch Bernard[4]) in seiner schönen Arbeit über die Orchideen und ihre Wurzelpilze dartut, ein typischer Fall von Symbiose vor, wobei nur nicht festzustellen ist, ob sie eine rein mutualistische ist, wie Burgeff meint.

Nennen wir hier noch die Befunde bei Monotropa, welche von Peklo[5]) untersucht wurde. Es gibt zweierlei Monotropapflanzen; die eine Form lebt auf Lehmboden und ist nur schwach oder gar nicht von Wurzelpilzen infiziert, die andere Form findet man auf humösem Substrat und zeigt konstant eine Mykorrhiza. Für die auf Lehm wachsende Monotropaform ist die Verpilzung offenbar nicht von prinzipieller Bedeutung, die pilzfreien Exemplare kommen eben so gut weiter

---

1) Jaroslav Peklo, Einiges über die Mykorrhiza bei den Muscieneen. Bull. intern. de l'Acad. d. Sc. de Bohème 1903.

2) J. Peklo, l. c. pag. 19 ff. des Separatdruckes.

3) H. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. 1909.

4) N. Bernard, L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champign. commensaux. Ann d. Sc. nat. 1909.

5) J. Peklo, Die epiphytischen Mykorrhizen nach neuen Untersuchungen I. Monotropa Hypopitys L. Bull. intern. de l'Acad. d. Sc. de Bohème 1900.

wie die verpilzten. Für die Humusform der Monotropa ist aber nach Peklo der Pilz unentbehrlich. Die Bedeutung der Verpilzung würde man in diesem Falle zu suchen haben in einer mehr oder weniger weitgehenden Zersetzung von Humuslösungen, welche zu den Monotropawurzeln gelangen.

Soviel ergibt sich aus den genannten und den vielen anderen Mykorrhizauntersuchungen, daß, worin man auch die Bedeutung des Pilzes für die höhere Pflanze erblicken will, sehr verschiedene Stufen der Verpilzung bestehen und daß bei den Lebermoosen (abgesehen vielleicht von den eigentümlichen Verpilzungen bei Calypogeia und Jungermannia barbata) die Symbiose auf einer niedrigen Stufe steht.

Bei den „echten" Mykorrhizen wird man sich doch meistens irgendeinen Vorteil für die infizierte Pflanze vorstellen. Der Pilz verkehrt bei den verschiedenen Mykorrhizen und in verschiedenen Entwicklungsstadien in verschiedenen Umständen, aber man bekommt meistens den Eindruck, daß die infizierte Pflanze versucht den eingedrungenen Pilz zu übermeistern.

Seit 1903 nun hatte ich mehrfache Gelegenheit im Freien gesammelte Lebermoose (und zwar hauptsächlich foliose Jungermannien, über die hier berichtet werden soll) auf ihre Verpilzung zu untersuchen. Die Überzeugung, daß wir die Lebermoosverpilzung als etwas ziemlich Zufälliges und Inkonstantes zu betrachten haben, wurde dadurch verstärkt. Es wurde untersucht, ob die Rhizoidverpilzung bei den foliösen Jungermannien eine allgemein verbreitete Erscheinung ist, weiter wurden einzelne, etwas abweichende Infektionen untersucht und schließlich wurde ein Pilz isoliert, womit auch gelungene Infektionsversuche gemacht wurden. Hierüber wird in den folgenden Zeilen berichtet.

I. Über das Vorkommen der Lebermoosverpilzung in den Niederlanden.

Zunächst sei hier kurz referiert über die Resultate, welche ich schon 1903 erhalten hatte[1]).

Bei Calypogeia trichomanis kommen zwei Arten von Rhizoidverpilzungen vor: solche vom Němec'schen Typus, (wahrscheinlich verursacht von der Pezizee Mollisia Jungermanniae), welche sich durch die eigentümliche Zäpfchenbildung in den Nachbarzellen der Rhizoiden auszeichnen, und eine zweite Form, bei welcher der Pilz dichte Hyphenknäuel in den Rhizoidnachbarzellen bildet. Eine schädigende Wirkung

1) A. J. M. Garjeanne, l. c. pag. 471—483. Doch auch die ältere Literatur.

des Pilzes ist im ersten Falle kaum, im zweiten Falle aber recht deutlich bemerkbar.

Auch bei Jungermannia connivens ist die Rhizoidverpilzung häufig. Es gelang zu zeigen, daß wenigstens drei verschiedene Pilzarten in die Rhizoiden eindringen konnten, wenn auch die gewöhnlichste Verpilzung meistens von derselben (?) Pilzart verursacht wurde. Dieser Pilz drang ebenfalls in die Nachbarzellen, zerstörte dort nach einiger Zeit den ganzen Zellinhalt und drang dann in andere Zellen hinein. Auch hier ist also der Pilz dem Lebermoose wohl schädlich.

Ebenso waren Jungermannia divaricata und bicuspidata meistens und stark verpilzt. Bisweilen fand man im Rhizoidende einen Hyphenknäuel, ohne daß sich Hyphen im basalen Teile des Rhizoids befanden. Bei der erstgenannten Art (und zwar bei Exemplaren aus einem Walde bei Hilversum) wurde dreimal beobachtet, daß Hyphen aus einer keimenden Spore in ein Rhizoid drangen. Obwohl damals die Pilzart nicht näher untersucht wurde, so füge ich hier hinzu, daß die Spore wahrscheinlich einer Hyphomyzetenart entstammte (vielleicht einer der Dematiae).

Die Beobachtung der Verpilzung von Jungermannia ventricosa ergab u. a., daß der Pilz, welcher in den Rhizoiden, aber auch an der Außenseite des Stämmchens und der Blätter wuchs, auch Algenkolonien in den Blattachseln umspann.

Ich füge hier hinzu, daß ich in späteren Jahren dasselbe mehrfach beobachten konnte. Der Rhizoidpilz erscheint hier wohl als sehr wenig spezialisiert, er bildet nicht nur eine „Mykorrhiza", sondern er umspinnt auch die ganze Pflanze und bildet überdies noch eine „Halbflechte" mit Algen.

Mit den schon genannten Arten stimmten hauptsächlich überein (hinsichtlich der Verpilzung): Sarcoscyphus Funckii und Ehrharti, Jungermannia crenulata und exsecta und Alicularia scalaris. Bei letztgenannter Art zeigten sich das ganze Stämmchen und auch die Blätter verpilzt und (ich hebe das hier besonders hervor) die Hyphen waren in diesen Teilen kürzer und dicker, häufig bildeten sie Sproßmyzelien.

Der Zellinhalt wurde hier schließlich desorganisiert, und zwar unter sehr eigentümlichen Desorganisationserscheinungen der Ölkörper, welche sonst doch so wenig von äußeren Umständen beeinflußt werden.

Auf moorigem Sandboden fanden sich jedoch Alicularien, welche in viel geringerem Maße verpilzt waren, die Blattzellen waren pilzfrei, die Ölkörper waren normal.

Wenig pilzreich zeigten sich: Scapania nemorosa und irrigua, Jungermannia (Scapania) albicans, Jungermannia inflata, Lophocolea bidentata und heterophylla[1]. Die vier erstgenannten Arten bilden überhaupt nur wenige und kurze Rhizoiden. Lophocolea bidentata wurde von Němec immer pilzfrei angetroffen und auch im Baarner Wald wuchsen sehr schöne und kräftige Exemplare mit etwa 6 cm langen Stämmchen, welche völlig pilzfrei waren. Dagegen waren auf sandigem Boden gewachsene Exemplare infiziert. Lophocolea heterophylla[1] ist häufiger verpilzt als Lophocolea bidentata.

Ptilidium ciliare wurde (damals) immer pilzfrei angetroffen.

Lepidozia reptans zeigte zwei Arten von Rhizoiden, welche nur schwach verpilzt waren. Němec fand diese Art bisweilen pilzfrei. Von rindenbewohnenden Arten zeigten sich die Rhizoiden meistens pilzfrei, in Radularhizoiden konnten sogar niemals Hyphen beobachtet werden. Obwohl die frondosen Jungermannien hier unbesprochen bleiben sollen, wollen wir doch auf den Befund bei Metzgeria weisen, weil dieses Lebermoos unter gleichen Umständen wächst wie Radula, Madotheca usw., aber doch häufig verpilzte Rhizoiden zeigte. Zwar war der Hyphentypus nicht der gewöhnliche, denn die Hyphen waren dunkel, ziemlich dick und kurzzellig.

Fügen wir hier noch hinzu, daß Němec bei Jungermannia bicrenata Hyphen fand, welche in oidienartige Stücke zerfielen, etwa wie oben schon für Alicularia angegeben wurde, nur daß bei Jungermannia bicrenata keine Sproßmyzelien entstanden. Schließlich findet man bei Peklo[2] noch eine ganze Reihe von Lebermoosen angeführt, deren Rhizoiden in Böhmen von Hyphen durchwachsen sind. Die von mir seit 1903 gesammelten Lebermoose wuchsen hauptsächlich an verschiedenen Lokalitäten in der Umgebung von Hilversum, während seit 1. Dezember 1908 in der Gegend von Venlo gesammelt wurde. Es zeigte sich nun, daß keine einzige Art konstant hyphenlose Rhizoiden hatte, aber auch daß keine einzige Art immer infiziert war. Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die beobachteten Arten und ihre Verpilzung.

Fossombronia cristata	Gewöhnlich mit verpilzten Rhizoiden, bisweilen schwach verpilzt. Die Exemplare auf einem ziemlich trockenen Moorweg bei Hilversum hatten völlig unverpilzte Rhizoiden.

1) Garjeanne, l. c. pag. 480 steht: L. minor. Dies ist eine Verschreibung.
2) J. Peklo, l. c. pag. 16—22. 1903.

Sarcoscyphus Ehrharti	Fast nur mit verpilzten Rhizoiden. Exemplare am „Gooier Gracht“ unweit Laren bei Hilversum waren pilzfrei.
Sarcoscyphus Funckii	Diese Art zeigte häufig in allen Teilen starke Verpilzung. Bisweilen waren Rhizoiden ganz mit Hyphen vollgepfropft, ja sogar außerhalb des Rhizoids fand sich mehrfach noch eine Pilzhülle. Völlig pilzfrei fand ich nur einzelne Exemplare auf nassem Sandboden. Auch in meinen Kulturen fanden sich unverpilzte Pflänzchen.
Alicularia scalaris	Meist mit Rhizoidhyphen, aber alle Grade der Verpilzung kommen vor.
Alicularia minor	Weniger verpilzt als vorige Art. Sie ist in den Niederlanden sehr viel seltener, wenn auch stellenweise häufig. Ihre Standorte sind offener, nasser und sandiger als die der vorigen Art. Pilzfreie Exemplare ziemlich viel.
Plagiochila asplenioides	Nur wenige Exemplare konnten untersucht werden, von diesen wenigen waren 30 % völlig pilzfrei, die übrigen waren nur schwach infiziert.
Scapania compacta	Fast konstant verpilzt. Eine sehr üppige Kultur auf Moorerde im Blumentopf war pilzfrei.
Scapania irrigua	Schwach verpilzt. Hunderte Rasen bei Venlo zeigten keine verpilzten Hyphen.
Scapania albicans	Häufig infiziert, aber immer nur mit wenigen Hyphen. Völlig pilzfreie Rhizoiden bei „Lage Vuursche“ unweit Hilversum.
Scapania nemorosa	Die Art hat bisweilen fast gar keine Rhizoiden und ist dann auch nur schwach verpilzt. Völlig pilzfrei im Baarner Wald.
Jungermannia crenulata	Alle Grade von Verpilzung. Ziemlich häufig waren Flagellen pilzfrei.
Jungermannia setacea	Hilversumer Exemplare waren schwach verpilzt (1904), aber am selben Standorte in 1907 stark verpilzt!
Jungermannia exsecta	Typische Rhizoidverpilzung ist nicht so häufig, dagegen sind die Rhizoide fast immer von Hyphen umsponnen, welche hie und da durch die Wandung in das Rhizoid hineindringen. Gänzlich pilzfrei bei Venlo 1910.
Jungermannia hyalina	Schwach verpilzt, sehr häufig gar nicht.
Jungermannia incisa	Wurde nur in der Umgebung von Hilversum gesammelt, auf nacktem, ziemlich feuchtem Humusboden. Die äußerst zahlreichen Rhizoiden waren stark verpilzt. In meinen Kulturen waren sie jedoch z. T. pilzfrei, ohne sich äußerlich von den verpilzten Exemplaren zu unterscheiden.
Jungermannia barbata	Die von Peklo beschriebene Form der Rhizoidverpilzung konnte ich bei meinen Venloer Exemplaren nicht finden. Im Gegenteil zeigten sich die langen, dünnen Rhizoiden fast pilzfrei. Nur einzelne ältere Stengelstücke waren mit den daran wachsenden Rhizoiden stark verpilzt.

Jungermannia connivens — Eine der stärkst verpilzten Arten. Die Rhizoiden sind häufig ganz mit Hyphen gefüllt. Ganze Rasen aber, welche im Baarner Wald an offenen Stellen gesammelt wurden, zeigten sich pilzfrei. Die Entwicklung dieser Pflänzchen war eine sehr üppige.

Jungermannia divaricata — Diese und einige verwandte Cephaloziellen fanden sich fast immer hochgradig verpilzt.

Ich führe hier folgendes an: An einzelnen Exemplaren, welche ich im Frühling 1910 am „Stalberg“ bei Venlo einsammelte, hatte sich eine Nematodengalle gebildet. Diese Triebspitzengalle (meines Wissens die erste Nematodengalle, welche überhaupt an Lebermoosen beobachtet wurde) entwickelte an ihrer Spitze eine ganze Zahl von orthotropen Rhizoiden. Diese Rhizoiden, welche für die Ernährung der Pflanze von keinem Werte sein konnten, waren *sehr stark* verpilzt!

Überdies beweist dieser Fall, daß die Infektion der Rhizoiden auch bei Cephaloziellen vom Stämmchen aus stattfinden kann.

In meinen Kulturen hatte ich sehr üppige pilzfreie Rasen. Diese Exemplare waren in allen Teilen sehr viel kräftiger und schöner entwickelt, als die der verpilzten Stammkultur.

Jungermannia bicuspidata — Meist weniger stark infiziert als die vorige Art. Bei Venlo auch ganz pilzfrei zwischen Gras auf einer Wiese.

Jungermannia inflata — Über diese Art wird weiter unten ausführlich berichtet.

Jungermannia bicrenata — Ebenso häufig pilzfrei wie verpilzt, ohne erkennbaren Zusammenhang mit der Bodenart.

Jungermannia ventricosa — Sehr verpilzte Exemplare sind häufig.

Lophocolea bidentata — Ebenso häufig verpilzt wie pilzfrei.

Lophocolea minor — Bei Venlo fast immer pilzfrei und auch die verpilzten Rhizoiden zeigten nicht den üblichen Verpilzungstypus. Nur wenige und sehr dünne Hyphen umschlangen den Basalteil des Rhizoids, drangen aber halbwegs in das Rhizoid und wuchsen darin nur wenig (etwa 8—12 μ) weiter.

Lophocolea heterophylla — Diese kleine, am Fuße der Waldbäume so häufige Art ist gewöhnlich verpilzt. In 1909 bei Hilversum gesammelte Exemplare waren pilzfrei.

Chiloscyphus polyanthus — Im Freien sah ich nur pilzfreie Exemplare. In meinen Kulturen habe ich sehr häufig stark verpilzte Rhizoiden beobachtet.

Calypogeia trichomanis — Juli 1910 sammelte ich pilzfreie Exemplare am Rande einer Wiesenpfütze bei Venlo.

Lepidozia reptans — In allen Stadien der Infektion angetroffen.

Ptilidium ciliare — Fast immer pilzfrei. Verpilzte Exemplare u. a. bei Venlo.

Radula complanata	Mit einzelnen verpilzten Rhizoiden an Buchenstämmchen am „Hooge Vuursche" unweit Hilversum. Meist ganz pilzfrei.
Madotheca platyphylla	Untersucht wurden nur Exemplare aus dem „Alkmaar der Hout" bei Alkmaar. Fast ganz unverpilzt. Die Hyphen, welche in einzelnen Rhizoiden sich vorfanden, waren dick, braun, septiert, kurzzellig.
Frullania dilatata	Fast ganz unverpilzt. Wie bei Madotheca waren die einzelnen in einigen Rhizoiden wachsenden Hyphen nicht vom gewöhnlichen Typus der Rhizoidhyphen, sie waren auch hier dick, braun und in kurze Zellen gegliedert.

Andere Arten von foliosen Jungermannien sind nicht auf das Vorkommen von Rhizoidverpilzungen untersucht worden.

Aus obenstehender Aufzählung ergibt sich, daß alle untersuchten Arten sowohl mit als ohne Hyphen in den Rhizoiden gefunden werden können. Bei einigen Arten ist Verpilzung Regel, bei anderen (wie bei den baumbewohnenden) Ausnahme. Jedoch kommen auch pilzfreie und infizierte Exemplare der gleichen oder verschiedener Arten an den gleichen Standorten, ja durcheinander vor. Es gibt Arten, welche sehr leicht infiziert werden, andere, welche für Pilze wenig Anlockendes zu haben scheinen. Bei einigen Arten werden fast nur die Rhizoiden und ihre Nachbarzellen infiziert, bei anderen dringen sie auch in die Zellen des Stämmchens oder sie umspinnen die ganze Pflanze. Hierbei wird wohl die chemische Zusammenstellung des Zellinhalts eine Rolle spielen. Die Ölkörper sind hier jedenfalls von keiner großen Bedeutung. In den Rhizoiden findet man zwar bei den meisten genannten Arten einige kleine, bisweilen winzige Ölkörperchen, auch wenn die Zellen des Stämmchens und der Blätter deren viele und große zeigen. Doch konnte ich nicht den Eindruck bekommen, daß hierin vielleicht ein Grund vorliegen könnte für die meist deutliche Vorliebe der Pilzhyphen für die Rhizoiden.

II. Spezielle Fälle der Verpilzung.

a) Lophozia (Jungermannia) inflata.

Die Wahl dieser Lophozia-Art als Untersuchungsobjekt erscheint vielleicht nicht als eine besonders geeignete. In typischen Exemplaren bildet sie nur spärliche Rhizoiden aus, aber in der Umgebung von Venlo kommt sie so viel und in so vielen Standortsformen vor, daß die Vermutung nahe liegt, hier den Einfluß des Bodens auf die Verpilzung beobachten zu können.

Auf Waldboden, unter Heidesträucher usw. wachsen stattliche, ausgedehnte Rasen von mehr oder weniger freudiggrüner Farbe, welche

aber an heller beleuchteten Standorten in braungrün, braun bis fast schwarz übergehen kann. Daselbst sind auch die Pflänzchen kleiner, sie bilden dichter verworrene Rasen mit kleineren Blättern. Doch sind sie an den großen birnförmigen oder kreiselförmigen Perianthen sofort zu erkennen.

Rhizoiden findet man bei den größeren orthotropen Exemplaren fast nur am Basalende des Stämmchens. In der Kultur entstehen sie auch am oberen Teil, wo überhaupt ziemlich häufig stark papillös ausgewachsene Epidermiszellen gefunden wurden. Es sind dies aber keine Rhizoiden, sie enthalten Chlorophyll und bleiben immer kürzer.

In den Rhizoiden findet man bisweilen eine Verpilzung, wie sie auch bei anderen Jungermannien häufig ist: lange, farblose, dünne Hyphen laufen parallel durch das Rhizoidlumen. Daneben wurde aber auch eine andere Art der Verpilzung gefunden, welche einerseits Ähnlichkeit zeigte mit der von mir für Metzgeria beschriebenen Form[1]), andererseits an die Němec'sche Form der Calypogeiaverpilzung erinnert.

Diese Calypogeia-Mykorrhiza wird gebildet von Hyphen, welche in die Rhizoiden eintreten und welche im keulenförmig angeschwollenen Ende ganze Knäuel bilden. Von diesem Knäuel aus gehen rechte, unverzweigte Hyphen zur Rhizoidbasis und bilden dort ein, den benachbarten Zellwänden dicht anliegendes pseudoparenchymatisches Gewebe. Von diesem Pseudoparenchym aus dringen fingerförmige, haustorienähnliche Fortsätze in die Chlorophyll und Ölkörper enthaltenden Nachbarzellen, ohne diese jedoch zu desorganisieren. Der Zellkern hat (wie Němec beschreibt) seine Lage in der Nähe der Zäpfchen, eine Eigentümlichkeit, welche ich bei niederländischen Calypogeien nicht beobachten konnte.

Bei Lophozia inflata waren die Rhizoiden weniger dicht von Hyphen durchwachsen, diese bildeten keine Knäuel in den Rhizoidspitzen. Die Hyphen waren an der Rhizoidbasis kurzgliedrig, in der Richtung der Rhizoidspitze werden die Hyphenzellen länger, auch etwas dünner und weniger gebogen.

Die kurzen Hyphenzellen am Basalende bildeten ein an der Wand der Nachbarzellen liegendes Gewebe. Einige wenige kurze und dicke Fortsätze dringen in die Nachbarzellen hinein, aber es gehen auch Fortsätze nach unten in das Rhizoid (Fig. 1).

---

1) Garjeanne, l. c. pag. 481.

Tangentielle Schnitte zeigen das Bild dieser Hyphenkomplexe besser. Es ist locker und häufig wenig # zellig; die Zahl der in eine Zelle eindringenden Haustorien beträgt meistens zwei oder drei, nur selten bis fünf. Während die kurzen, vom „Pseudoparenchym" ausgehenden und in das Rhizoid eindringenden Fortsätze alsbald in die Länge wachsen, bleiben die haustorienähnlichen Zapfen in den Nachbarzellen längere Zeit kurz; bisweilen schwellen sie kugelförmig an. Später aber scheint der Pilz die anfänglich ungünstigen Umstände überwunden zu haben. Denn an älteren Stengelstücken, welche gebräunt und mit halbverwesenen Blättern besetzt sind, sind die Nachbarzellen meist von Hyphen erfüllt.

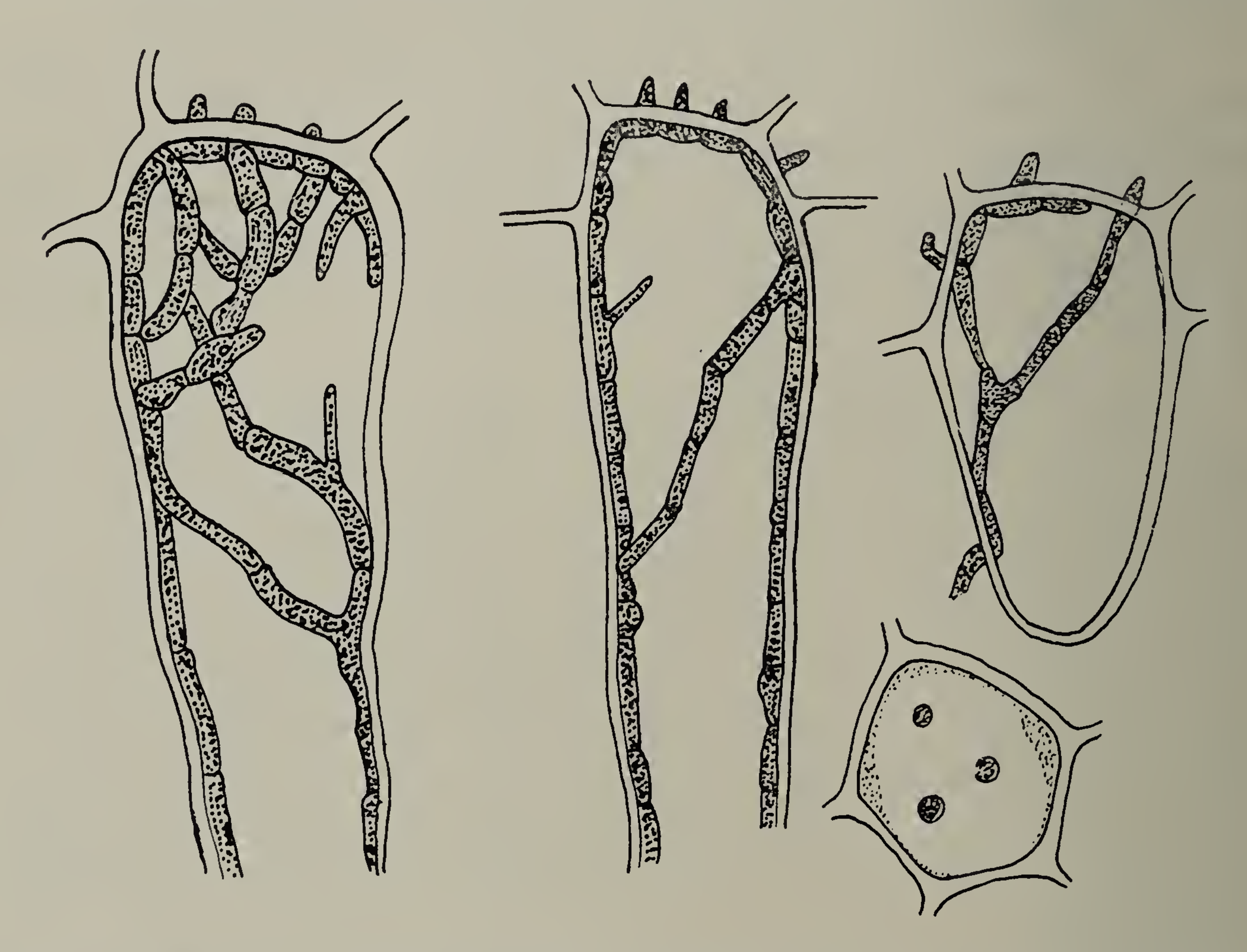


Fig. 1. Rhizoiden von Lophozia inflata. Basalende mit Hyphen und Fortsätzen in den Nachbarzellen. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Die Braunfärbung des Stämmchens ist fast auf die hyphenführende Zellschicht beschränkt.

Die normalen Rhizoiden der Lophozia inflata sind rechte zylindrische Schläuche, welche nur an der Basis bisweilen eine schwache Erweiterung zeigen. In jungem Zustande sind sie noch plasmareich, führen drei bis sechs Ölkörper und anfänglich noch einige Chlorophyllkörner, welche später verschwinden. Die ausgewachsenen Rhizoiden haben eine Protoplasmaansammlung an der Spitze, übrigens gibt es nur eine dünne wandständige Protoplasmaschicht; die Ölkörper sind unverändert ge-

blieben, erscheinen aber kleiner durch die beträchtliche Größenzunahme des Rhizoids.

Werden diese Rhizoiden auf irgendeiner Weise von Pilzen befallen, dann wird der lebendige Inhalt alsbald desorganisiert. Das Protoplasma ballt sich zusammen und bildet kleine Klümpchen oder drei bis vier größere Ansammlungen von elliptischer Gestalt (Fig. 2). Etwas später verschwinden auch die Ölkörper. Anfänglich bleiben in den Protoplasmaresten noch deutliche, wenn auch winzige Öltröpfchen übrig, welche aber später auch verschwinden.

Schließlich verschwinden auch die Protoplasmareste. Die Pilzhyphen bilden dann den einzigen Inhalt des Rhizoids. Offenbar ist der Pilz sowohl die Ursache der Desorganisation als der Verbraucher der Reste.

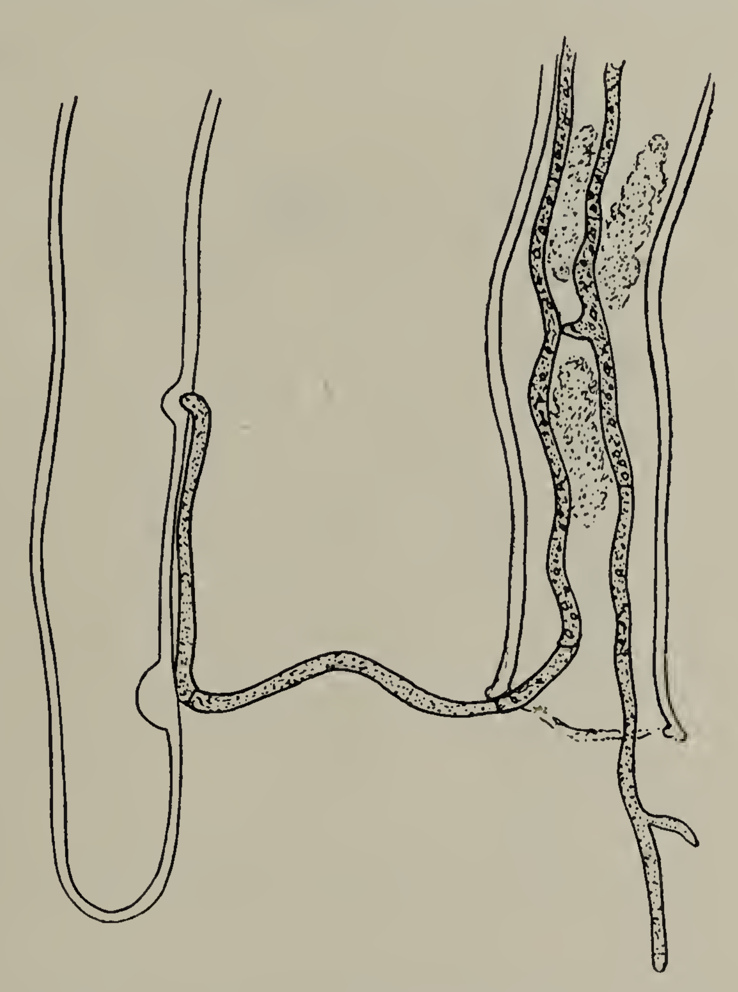


Fig. 2. Die aus einem Rhizoid hervorwachsenden Hyphen infizieren ein zweites Rhizoid. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Immer sind nur einzelne Rhizoiden von den oben beschriebenen Hyphen durchwachsen, wenigstens wenn man normale, frisch aussehende Exemplare untersucht. Dagegen kann man fast alle Rhizoiden von Pilzen verstopft finden an alten, stark gebräunten Pflänzchen, deren Blätter bis auf Reste ihres Inhalts beraubt sind. Daß dieses bestimmt kranke Äußere mit der Entwicklung der Rhizoidpilze zusammenhängt, ist klar, nur kann nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, was hier Ursache und Folge sei. Jedenfalls geht aber eine stärkere Entwicklung der Rhizoidpilze mit Absterbungserscheinungen des Lebermooses zusammen.

Wie schon oben gesagt wurde, ist diese Němec'sche Form der Rhizoidverpilzung keineswegs die einzige. Weitaus die meisten Exemplare der Lophozia inflata zeigen in ihren Rhizoiden nur dünne, hyaline Hyphen, welche aus der Rhizoidbasis in die Nachbarzellen eindringen können und dort eine Bräunung der Zellwände und ein Verschwinden des Zellinhalts verursachen (Fig. 3).

Bei früheren Untersuchungen von Calypogeia und Jungermannia connivens wurde festgestellt, daß sehr häufig die Infektion des Rhizoids vom Boden aus in die Rhizoidspitze stattfindet. Bei Lophozia inflata verhält sich die Sache bei meinen Venloer Exemplaren anders. Die Infektion findet häufiger statt vom Stämmchen als vom Boden aus. Man beobachtet zahllose infizierte Rhizoiden, deren Spitze noch ganz intakt und pilzfrei ist, während am Basalende schon Hyphen eindringen. Dieses Eindringen geschieht nicht (oder meistens nicht) von der Nachbarzelle aus, aber es finden Hyphen, welche an der freien Oberfläche des Stämmchens und der Blätter vegetieren, ihren Weg in das Innere des Rhizoids (Fig. 4). Daneben findet man folgendes:

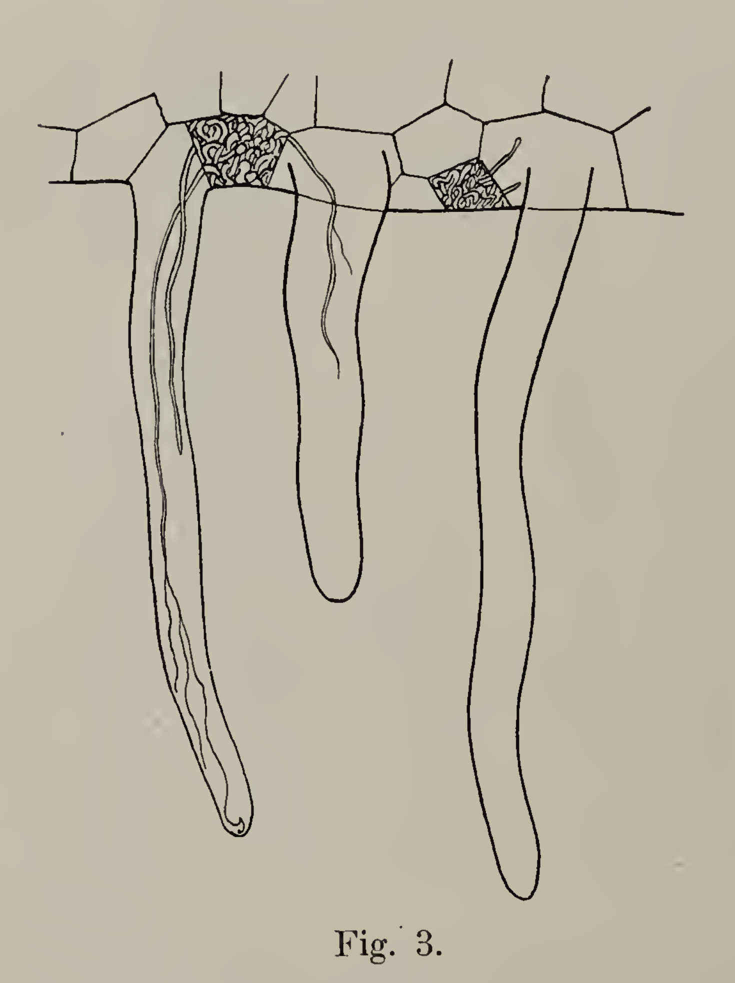


Fig. 3.

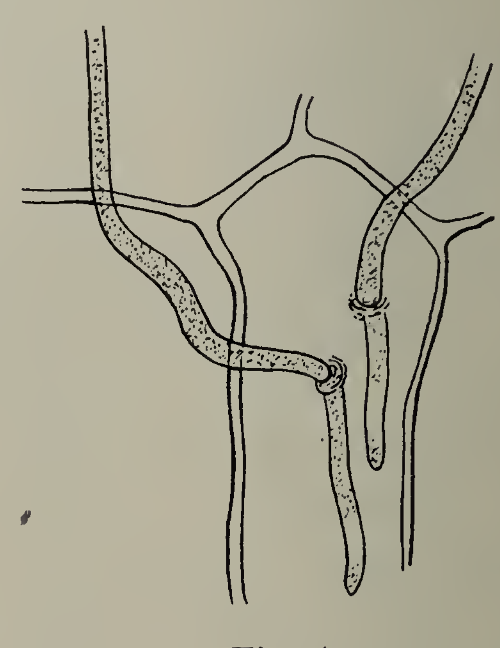


Fig. 4.

Fig. 3. Die gewöhnliche Infektionsform der Inflata-Rhizoiden. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 4. Seitliche Infektion der Rhizoiden. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Die Infektion des Rhizoids erfolgt von irgeneiner der Nachbarzellen aus, aber die Hyphen brechen, nachdem sie in das Rhizoid eingedrungen sind, wieder aus diesem hervor und bilden einen strahligen Hyphenkranz an der Rhizoidbasis. Dies scheint aber selten zu sein, ich konnte es zweimal beobachten, aber vielleicht gehört der Pilz hier einer anderen Art als in den übrigen Fällen.

Weiter kann die Infektion vom Boden aus seitlich an der Rhizoidwand erfolgen. Auch dieses ist nicht sehr häufig, wenigstens sehr viel seltener als der gleiche Vorgang bei Jungermannia connivens und ventricosa.

Die Rhizoiden von Lophozia inflata haben sehr deutlich die Eigenschaft (welche übrigens allen lebenden Zellen mehr oder weniger zukommen werde), sich gegen das Eindringen der Pilzhyphen zu verwehren. Das geschieht durch Bildung von Zelluloseverdickungen, welche sehr lange Zeit erhalten bleiben können, aber schließlich unter schleimiger Degeneration verschwinden oder unscheinbar werden.

Die Bildung von abnormen Zelluloseverdickungen in Lebermoosrhizoiden wurde schon vor Jahren beobachtet bei Marchantiales. Sie wurden beschrieben von Lämmermayr[1]). Im allgemeinen sind solche Membranverdickungen dort zu erwarten, wo wachstumshemmende Faktoren ihren Einfluß gelten lassen[2]). Daß aber diese Bildungen in den Rhizoiden von Marchantien vorkommen, ist eben nicht so verwunderlich.

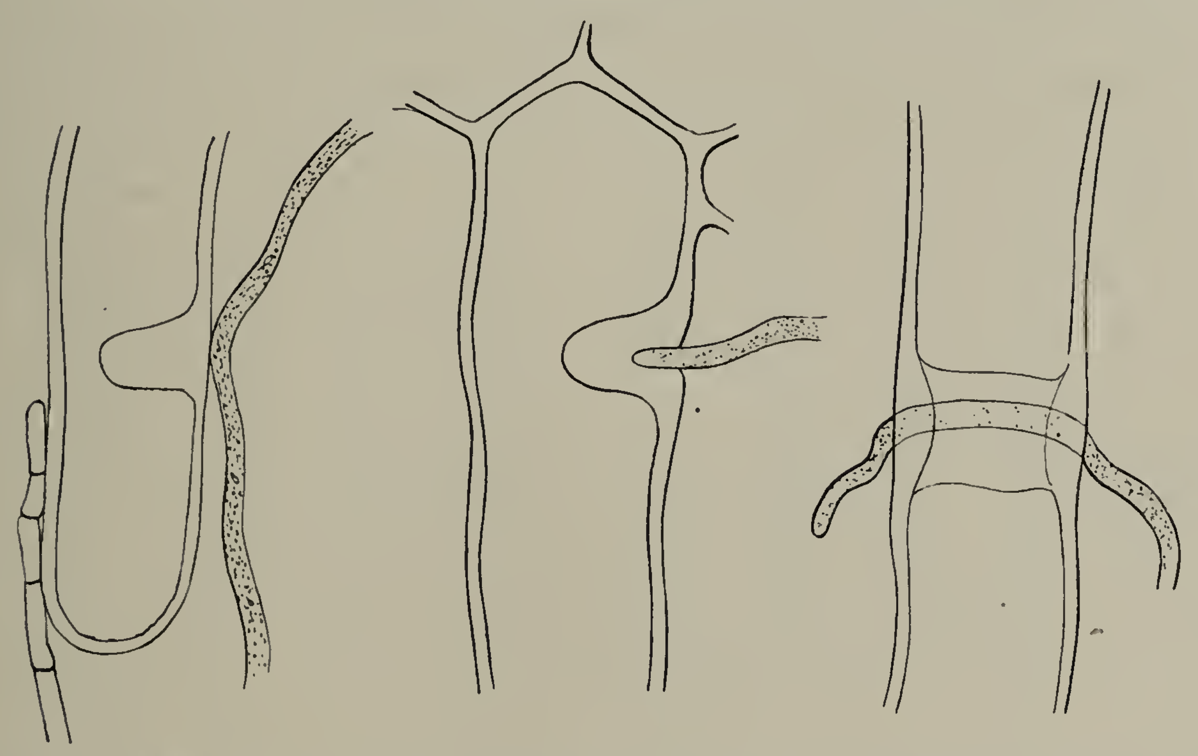


Fig. 5. Zellwandverdickungen unter dem Einfluß von Hyphen. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Man hat beobachtet, daß an den Stellen, wo Hyphen in die Zellwand hineinzubohren versuchen oder da, wo sie schon die Wand durchbohrt haben und in den Plasmaleib der Zelle eindringen, Zelluloseverdickungen auftreten. Anfänglich sind diese Verdickungen knopfartig, später wachsen sie zu dünnen, die Hyphen umgebenden Scheiden aus[3]). Sogar können Plasmareste in infizierten Zellen sich in Zellulose verwandeln[4]).

---

1) Lämmermayr, Über eigentümlich ausgebildete innere Vorsprungsbildungen in den Rhizoiden von Marchantien. Österr. bot. Zeitschr. 1898, Bd. L, pag. 321.

2) Vgl. E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie 1903, pag. 62, 63 ff.

3) Küster, l. c. pag. 62.

4) W. Magnus, Studien über die Mycorrhiza von Neottia nidus avis. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXV, pag. 205.

Solche Zellwandverdickungen scheinen sich bei den Lophozia-rhizoiden schon zu bilden, wenn eine Hyphe sich gegen die Außenwand des Rhizoids anliegt. Ein solches Rhizoid ist in Fig. 5 abgebildet. Die Hyphe war bis an die Rhizoidwand gewachsen, hat dann aber ihre Richtung gewechselt. Dennoch hat sich im Lumen des Rhizoids ein dicker, zapfenähnlicher Fortsatz gebildet.

Fig. 5 zeigt den Fall einer halbringförmigen Verdickung. Die Hyphe hat sich gegen die Außenwand gelegt und ist, immer die Wandung berührend, weiter gewachsen, so daß sich ihre Spitze wiederum an der anderen Seite zeigt. Im Rhizoid hat sich ein halbkreisförmiger Wall gebildet.

Sehr häufig findet man aber auch Wandverdickungen ohne nachweisbaren Zusammenhang mit Pilzen (Fig. 6). Die Hyphen können in diesen Fällen doch sehr gut die Ursache der Zellwandverdickungen sein, sind aber später in eine andere Richtung gewachsen, fortgerissen oder abgebrochen. Es gibt auch zahllose, so jüngere wie auch ältere Rhizoiden, welche keine Spur dieser abnormen Verdickungen zeigen.

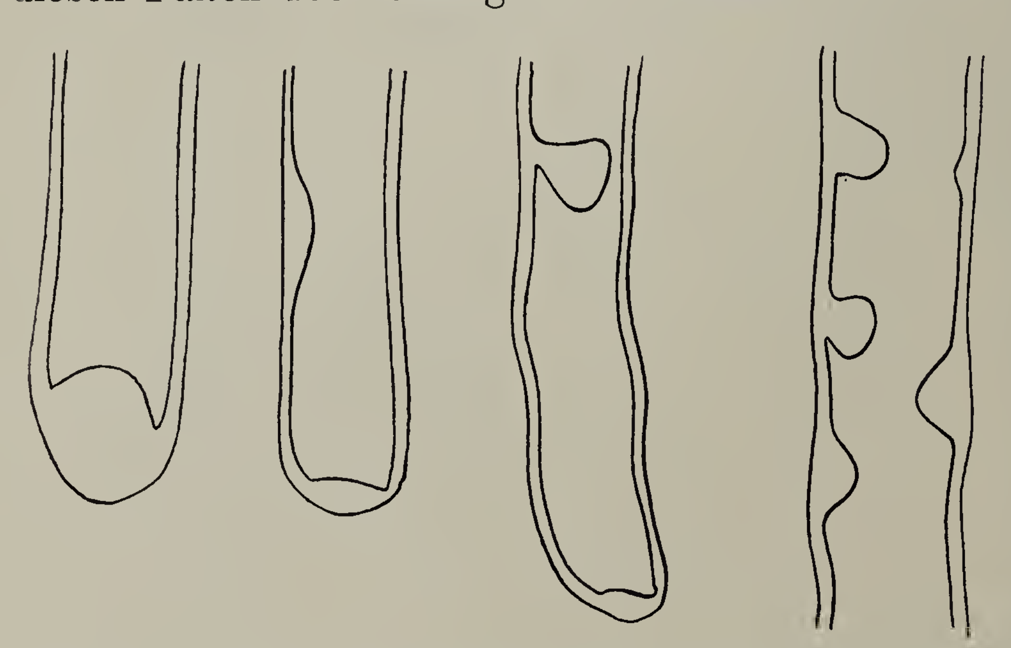


Fig. 6. Zellwandverdickungen der Lophozia inflata-Rhizoiden. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Sehr häufig sind die Verdickungen an der Rhizoidspitze. Man findet alle Übergänge zwischen kaum sichtbaren Zellwandverstärkungen und großen, mehr als halbkugeligen Vorstülpungen. Im letzteren Falle ist häufig die ganze Rhizoidspitze aufgeschwollen.

Wenn auch an diesen verdickten Spitzen häufig Hyphenreste beobachtet werden konnten, würde es sich nur durch schwer ausführbare Kulturversuche beweisen lassen, daß die Verdickungen von Pilzhyphen verursacht werden. Folgende Beobachtungen dürften aber den Verband zwischen Hyphen und Zelluloseverdickungen ohne weiteres beweisen. Man findet gar nicht selten Rhizoiden, deren Wand tatsächlich von Hyphen angebohrt sind und wo es dem Pilze gelang, in das Rhizoid durchzudringen. Aber sofort scheint hier die Hyphe durch einen

Zellulosemantel umgeben zu werden, die Hyphe wächst zwar weiter, aber auch die Zelluloseumhüllung vergrößert sich und bildet gleichsam eine Scheide, welche die Hyphe einschließt. Endlich erreicht die Hyphe die gegenüberliegende Wand.

Nun wächst sie entweder gar nicht weiter, vielleicht nicht, weil die doppelte Umhüllung (die Zelluloseschicht und die Rhizoidwand) ihr das Weiterwachsen verhindern, oder aber es gelingt ihr die Hindernisse zu überwinden und sie wächst, nachdem sie das Rhizoid verlassen hat, ruhig weiter. In dem Rhizoid bleibt nun eine mehr oder weniger zarte Zelluloseröhre zurück (Fig. 7).

Es gelang, diese merkwürdige Durchquerungen in allen Entwicklungsstadien zu beobachten. Im großen ganzen erinnert der Vorgang sehr an die „Haustorien"bildung, wie sie z. B. von Grant Smith[1]) für Erysipheen beschrieben worden ist. Auch hier verursacht die dicht an einer Zellwand liegende Hyphe zunächst eine Anschwellung, so daß

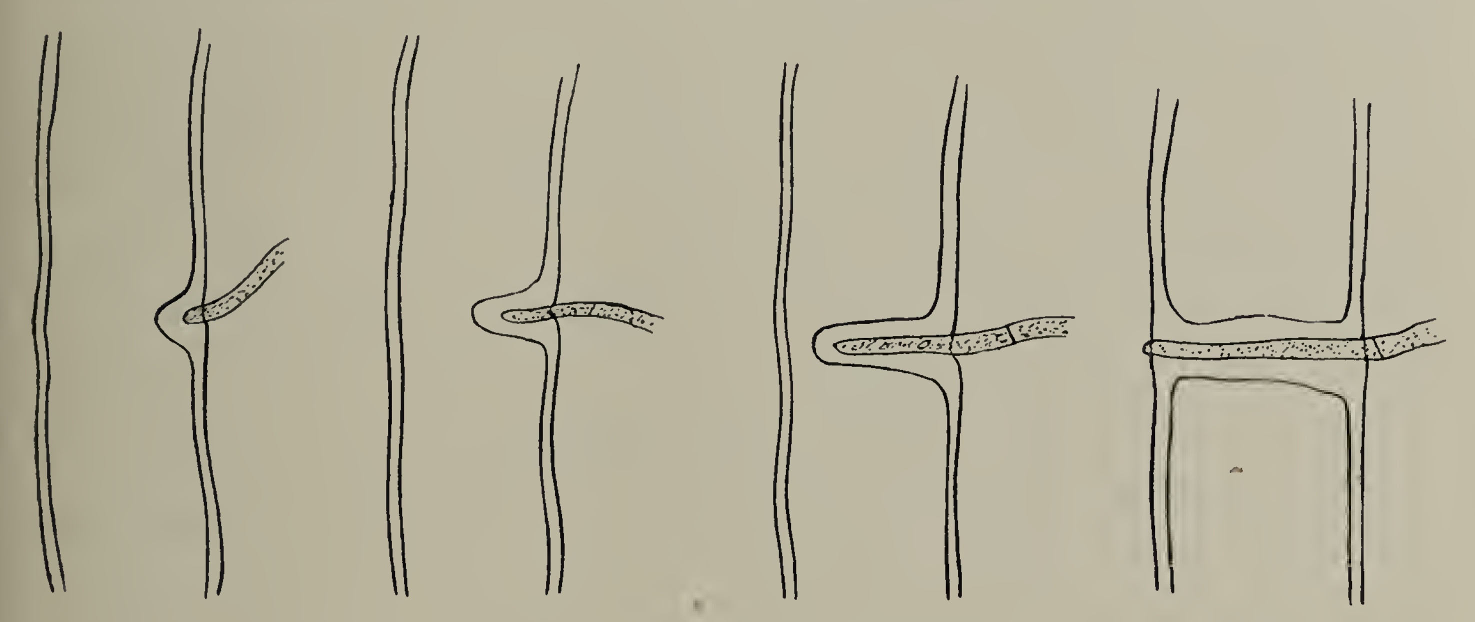


Fig. 7. Durchquerung eines Rhizoids. Die Hyphe bleibt von einem Zellulosemantel umhüllt. Vergr. $^{560}/_{1}$.

ein halbkugeliger Zellulosepfropf entsteht. Darin dringt eine feine Ausstülpung der Hyphe.

Entweder kann nun die Zelluloseverdickung vom jungen Haustorium durchbohrt werden (wobei uns hier nicht weiter interessierende Vorgänge sich abspielen) oder die eindringende Hyphe bleibt, auch beim weiteren Wachstum, von einer Zellulosescheide umhüllt, so daß ein direkter Kontakt zwischen Pilz und lebendigem Zellinhalt vorgebeugt wird. Bisweilen wird aber der Zellulosepfropf (der immer granulös wird) gelöst.

---

1) G. Smith, The Haustoria of the Erysiphaceae. Bot. Gaz., No. 29, pag. 153.

Auch bei den Verdickungen, welche von den Rhizoidpilzen an die Rhizoidwandungen gebildet werden, muß etwas ähnliches stattfinden. Denn es gelingt offenbar einzelnen oder mehreren Hyphen, in das Rhizoid einzudringen. Doch scheint mir der Vorgang bei den Rhizoidpilzen noch etwas einfacher zu sein als bei den rein parasitären Erysipheen.

Daß die gebildete Hülle wirklich Zellulose enthält, konnte mit den üblichen Reagentien festgestellt werden. Die Färbung mit Chlorzinkjodlösung erfolgt sehr langsam, so daß vielleicht neben Zellulose noch andere Stoffe vorhanden sind. Die von Lämmermayr beschriebenen und abgebildeten sphärokristallinischen Strukturen in den Verdickungen der Marchantienrhizoiden waren bisweilen auch in den Lophoziarhizoiden zu beobachten, wenn auch nicht zu deutlich. In den Fällen, wo die Sphäriten sichtbar waren, wird der Zellulosegehalt ein größerer sein, aber einzelne Verdickungen, zumal an der Rhizoidspitze, enthalten auch Glukogen, wie mit der Errera'schen Reaktion festgestellt wurde.

Die Verdickungen der Rhizoidspitzen verschleimen leichter und öfter als die Verdickungen an den Seitenwänden. Sobald die Spitze zu verschleimen angefangen hat, dringen Hyphen leicht in das Innere des Rhizoids durch und wachsen darin weiter. Doch finde ich bei Lophozia inflata, daß die von der Spitze aus infizierten Rhizoiden weniger stark verpilzt sind als die, worin vom Stämmchen aus Hyphen gewachsen sind. Im ersteren Falle findet man das Maximum der Hyphenentwicklung an den Wänden der Nachbarzellen, wo sie z. B. die oben beschriebenen pseudoparenchymatischen Belege bilden und kurze Fortsätze in die Nachbarzellen dringen lassen.

Diese Fortsätze können weiter auswachsen, denn in späteren Stadien sind die Nachbarzellen ganz mit einem Hyphenknäuel erfüllt. Ich konnte nur einzelne Zwischenstufen finden; von einem bestimmten Moment aus wachsen die „Haustorien" offenbar schnell weiter. Dieser Moment tritt ein, wenn der Zellinhalt bis zu einem gewissen Grade desorganisiert ist, denn es scheint, daß die Gegenwart von intakten Chlorophyllkörnern die Entwicklung des Pilzes erschwert.

Wenden wir uns jetzt noch zu den bei Lophozia inflata häufigeren Verpilzungen, welche also nicht der Němec'schen Form angehören. Wenn man Rasen unseres Lebermooses einsammelt an feuchten Spätsommer- und Herbsttagen, so ergibt die Untersuchung der einzelnen Pflänzchen, daß sie von Hyphen umsponnen sind.

Das sind natürlich zum größten Teile ganz harmlose Epiphyten, welche eben in dem Rasen günstige Feuchtigkeitszustände finden. An

den oberen jüngeren Teilen sind die Pilzhyphen seltener, und man findet an offenen, hell beleuchteten Stellen auch wohl Rasen, welche an ihren oberen Teilen unverpilzte Pflänzchen enthalten.

Doch sind auch diese an den älteren, unteren Teilen, zumal an der Unterseite des Stämmchens verpilzt. Die Hyphen haften bisweilen, wie Epheu an einem Baume, an der Ventralseite. Es entsteht schließlich ein ganzes Netzwerk von Hyphen, deren kurze Seitenzweige entweder bloß an der Epidermis haften oder auch in die Zellen durchdringen und dort ein verworrenes Knäuel bilden, unter vollständiger Desorganisation des Zellinhalts.

Die Infektion der Rhizoiden erfolgt nun in nicht wenigen Fällen von diesen mit Hyphen erfüllten Zellen aus. Denn es sind immer oberflächliche Zellen, welche verpilzt sind, häufig sind es die Nachbarzellen der Rhizoiden und es scheint den Hyphen leichter zu sein, in die Rhizoiden als in andere chlorophyllhaltigen Zellen einzudringen.

In diesen Fällen kann man kaum von einer Mykorrhiza sprechen; doch ist die Struktur der Rhizoidverpilzung hier genau dieselbe, wie bei so vielen anderen Jungermannien.

Wenn auch die Blätter nicht pilzfrei sind, so ist doch die Verpilzung des Stämmchens eine kräftigere wie die der Blätter. Hier kriechen die Hyphen sehr häufig genau über die Querwände der Zellen (auch z. B. bei Alicularia scalaris). Sogar sehr junge Blätter können schon infiziert sein. Die Hyphen dringen dann bisweilen in die apikalen Schleimzellen der beiden Blattlappen ein und verursachen dort ein Hyphenknäuel, welches weniger verworren ist als die in den Zellen des Stämmchens gebildeten.

Die Untersuchung der Lophozia inflata verstärkt also wohl nicht den Glauben an eine typische Mykorrhiza für diese Art; der Verband zwischen Pilz und Lebermoos ist ein sehr zufälliger, verschiedene Pilzarten können in die Rhizoiden eindringen und dort bisweilen recht eigentümliche Strukturen verursachen, aber die gleichen Pilze infizieren auch Stamm und Blätter, sogar die Schleimzellen der jungen Blätter und die Infektion erfolgt nicht immer vom Boden, sondern auch vom Stämmchen aus. Übrigens ist der Einfluß des Pilzes auf die infizierten Zellen immer ein ungünstiger, die Rhizoiden versuchen sich gegen seitlich eindringende Hyphen zu schützen durch Bildung von aus Zellulose und Glukogen aufgebauten Verdickungen.

Bei Vergleichung von Exemplaren mit verpilzten und unverpilzten Rhizoiden zeigten sich im allgemeinen die unverpilzten freudiger grün und etwas üppiger entwickelt, der Unterschied ist aber meistens nur

ein kleiner. Stark verpilzte Exemplare sehen entschieden kränklich aus und beweisen damit den ungünstigen Einfluß der Verpilzung.

Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß nicht vielleicht doch noch etwas Gutes aus der Verpilzung für das Lebermoos entstehen kann.

b) Arten von Cephaloziella und Cepholozia.

Die untersuchte Cephalozia-Art war Cephalozia bicuspidata Dum. Es ist weniger leicht zu sagen, welche Cephaloziellen zur Untersuchung gelangten. Bei der ganz allgemeinen Verbreitung der Verpilzungen ist es aber weniger nötig, daß die Bestimmung der Arten absolut richtig sei, die untersuchten Arten stimmten jedenfalls ökologisch sehr überein. Im Labyrinth der Cephaloziellensystematik verirrt man, ohne authentisches Vergleichsmaterial, alsbald. Ich habe Formen mit Amphigastrien an den gewöhnlichen Zweigen als Cephalozia byssacea Heeg[1]), solche ohne Amphigastrien als Cephalozia divaricata Heeg[1]) aufgefaßt, was für meine in den Niederlanden gesammelten Exemplare ungefähr richtig sein könnte.

Die genannten Cephaloziellen sind sehr stark verpilzt, nicht nur ihre Rhizoiden, sondern auch die Blätter und das Stämmchen. Die kleinen zarten Pflänzchen, welche bisweilen nur einen schwärzlich grünen Überzug auf nackter Erde bilden, sind häufig so mit Pilzhyphen, Moosprotonemen, Algenfäden und schleimigen Algenkolonien durchwoben, daß sie eine zusammenhängende Schicht bilden.

Dagegen findet man üppigere und in allen Teilen kräftige Exemplare zwischen anderen Moosen und Lebermoosen, auf torfigem Boden usw.

Die Untersuchung eines besonders schön entwickelten, lebhaft grünen Rasens, der unter sehr günstigen Umständen gewachsen war, ergab, daß die Rhizoiden zum weitaus größten Teile ganz pilzfrei waren. Die wenigen verpilzten Rhizoiden waren überdies nur von einigen Hyphen durchwachsen, welche offenbar nur zufälligerweise in die Rhizoiden gewachsen waren.

Dagegen sind die düstergrünen, ärmlichen Pflänzchen, deren Blätter fast ganz in Brutkörner zerfallen und die mit schlüpfrigen Algen flache Krusten auf Waldpfaden usw. bilden, immer verpilzt.

Die Rhizoiden, welche an ihren Spitzen häufig ein wenig erweitert sind, werden von Hyphen ganz gefüllt. Wie ein Docht zieht ein Hyphenbündel durch das Lumen des Rhizoids. Aber auch die oberflächlichen

1) Heeg, Lebermoose Niederösterreichs, pag. 95 u. 96.

Zellen des Stämmchens sind häufig von braunen Pilzmassen gefüllt, es können diese verpilzten Zellen in ganze Reihen aneinanderliegen.

Bei den Cephaloziellen konnte niemals eine Verpilzung der Němec-schen Form beobachtet werden. Hier aber gab es wiederum etwas anderes. Es zeigte sich, daß die Hyphen, welche in den Rhizoiden, aber auch in Zusammenhang mit diesen an der Außenseite des Stämmchens und der Blätter wuchsen, eine gewisse Vorliebe hatten für die Brutkörner, welche am Blattrande und hauptsächlich an den Blattspitzen gebildet werden.

Die Brutkörner, welche an der Spitze des Stämmchens zu einem Köpfchen gehäuft sind, werden häufig so von Hyphen umsponnen und durchwoben, daß die ganze Brutkörnermenge dadurch zusammenhängt, auch wenn man z. B. das Deckglas etwas hin- und herschiebt. In Kulturen (worüber weiter unten berichtet werden soll) wuchsen die Hyphen häufig in der Richtung eines Brutkörnchens, umklammerten es mehr oder weniger fest, aber wuchsen doch schließlich in einer anderen Richtung weiter. Daß die Hyphen nicht immer in der Richtung eines Brutkörnchens wuchsen, hatte wahrscheinlich seine Ursache in der großen Entfernung von Hyphe und Brutkorn.

Der Zusammenhang dieser Brutkörner umspinnenden Hyphen mit den rhizoidbewohnenden ließ sich unschwer nachweisen. Es sind in weitaus den meisten Fällen farblose Hyphen, seltener treten kurzgliedrige, braune Hyphen auf, während braune, langzellige Hyphen zwar häufig epiphytisch, aber niemals endophytisch beobachtet wurden.

Bei frischgrünen Cephaloziellen, welche im allgemeinen nur wenig verpilzte Rhizoiden besitzen, findet man doch häufig mehrere Zellen an der Außenseite des Stämmchens mit einem dichten Hyphenknäuel gefüllt. Von diesen aus gehen Hyphen in die Rhizoiden, wie man besonders leicht sehen kann in den Fällen, wo die Hyphen noch nicht bis an die Spitze des Rhizoids durchgedrungen sind.

Nicht uninteressant ist es zu sehen, daß in einzelnen Fällen zwei verschiedene Arten von Hyphen in einem Rhizoide wachsen. So sah ich bei Cephaloziella divaricata neben den fast überall vorhandenen farblosen, fast ungegliederten Hyphen auch etwas dickere, welche aus etwa 30 μ langen Zellen aufgebaut waren und deren Oberfläche durch eine feine Inkrustation etwas rauh war.

Wenden wir uns jetzt zu Cephalozia bicuspidata. Sie ist meist weniger stark verpilzt als die genannten Cephaloziellen, auch wurde bei Venlo ein ganz pilzfreier Rasen beobachtet, welcher von sehr schönen, kräftigen und freudiggrünen Exemplaren gebildet wurde.

Sammelt man aber die Cephalozia auf Waldboden, so kann man fast gewiß sein, verpilzte Rhizoiden anzutreffen.

Aber diese Rhizoiden sind sehr häufig nur an ihren Spitzen verpilzt. Während die jungen unverpilzten Rhizoiden eine nur wenig angeschwollene Spitze besitzen, beobachtet man an den älteren Teilen des Stämmchens Rhizoiden mit stark und ganz unregelmäßig angeschwollenem Ende. Es sind eben diese stark angeschwollenen Teile, welche mit Hyphen gefüllt sind. Diese bilden dort eine verworrene Masse von etwas hin- und hergebogenen Fäden. Deutlich kann man sehen, wie diese Pilzfäden vom Boden aus in das Rhizoid gedrungen sind, denn die Stelle, wo sie sich durch die Rhizoidwandung gebohrt haben, ist leicht zu beobachten. Bei schwacher Vergrößerung sieht man diese Pilzknäuel als stärker lichtbrechende Massen in den Rhizoidspitzen liegen.

Daß die Hyphen fast immer an der Außenwand des Rhizoids abgebrochen sind, wird sich wohl dadurch erklären lassen, daß beim aus der Erde Ziehen der Pflänzchen die Hyphen abgerissen werden.

Die ganze Verpilzung erinnert sehr an die ersten Stadien der Infektion bei Jungermannia connivens, für welche Art die Rhizoidverpilzung schon im Jahre 1903 beschrieben und abgebildet wurde[1]). Bei dieser Art geht die Sache aber weiter. Vom Pilzknäuel in der Rhizoidspitze aus wachsen bald einzelne Hyphen dem Stämmchen zu, sie dringen durch die Wand der chlorophyllführenden Zellen und haben darin alsbald den ganzen Inhalt verdrängt.

Soweit kommt es nun bei Cephalozia bicuspidata meistens nicht. Zwar habe ich in 1907 bei Hilversum Exemplare gefunden, wo die Sache sich fast ganz wie bei Jungermannia connivens verhielt, aber bei meinen Venloer Pflänzchen von 1909 und 1910 konnten nur sehr wenige Hyphen den Weg finden durch das Innere des Rhizoids und zur Infektion des Stämmchens gelangen. Zwar wurde der Versuch in vielen Rhizoiden gemacht, aber der basale Teil der Rhizoiden blieb öfters pilzfrei und gesund.

Dagegen ist die Spitze mit dem Hyphenknäuel ganz geschwollen und unregelmäßig gelappt.

Das Ganze macht den Eindruck einer Pilzgalle von zwar sehr einfacher Struktur.

Ähnliche gelappte Rhizoiden findet man z. B. auch bei Lophocolea heterophylla, welche Art häufig an denselben Stellen wie

1) Garjeanne, l. c. pag. 476 ff.

Cephalozia bicuspidata wächst. Doch konnte ich da keine Pilzknäuel beobachten.

Weiter muß noch erwähnt werden, daß bei Cephalozia die kurzen einzelligen Haare meist von Hyphen durchwachsen sind, wenn die Pflanze überhaupt von Pilzen infiziert ist.

Ich glaube wohl behaupten zu dürfen, daß man auch bei anderen Jungermannien leicht noch abweichende Verhältnisse und Strukturen finden kann. Die ganze Verpilzung macht eben den Eindruck eines von äußeren Umständen und vom reinen Zufall abhängigen Vorgangs.

Mucor rhizophilus n. sp., ein Pilz aus den Rhizoiden.

Wie wir gesehen haben, können verschiedene Pilzarten in die Rhizoiden eindringen. Einige Arten, wie Mollisia Jungermanniae (welche Němec in Böhmen auf Calypogeia trichomanis fand und welche von mir auch in den Niederlanden auf diesem Lebermoose angetroffen wurde) verursachen recht eigentümliche Verpilzungen. Auch bei Jungermannia barbata und, wie oben gezeigt wurde, bei Lophozia inflata kann man ähnliche Strukturen finden. Bei der genannten Lophozia-Art ist aber wohl nicht die Mollisia, welche die Verpilzung verursacht, sondern irgendeine Art der Fungi inperfecti.

Die genannten, mehr ins Auge fallenden und eigentümlicheren Verpilzungen sind aber recht selten in Vergleichung mit dem üblichen Typus. Wenn auch meistens keine andere Unterschiede bei den Rhizoidhyphen beobachtet werden als größere oder geringere Dicke, Abweichungen in der Verzweigung, Knäuelbildung und Farbe, und bisweilen sich die Inhaltskörper der Hyphen viel deutlicher zeigen, so kann man doch dann und wann in den Rhizoiden Hyphen sehen, welche sofort als zu einer anderen Art gehörig zu erkennen sind.

Eine Untersuchung der Pilzarten aus den Rhizoidverpilzungen würde sich also wohl als eine mykologische Spezialarbeit gestalten. Wenn dies auch nicht beabsichtigt wurde, so war es doch der Mühe wert, wenigstens in einem Falle zu versuchen, die Pilzart zu isolieren, welche die „normale“ Rhizoidverpilzung verursacht.

Hierzu wurde nun ursprünglich Alicularia scalaris gewählt. Dieses Lebermoos stand, wie Lophozia inflata, immer von verschiedenen Lokalitäten zur Verfügung, aber während die Lophozia nicht immer und dann meist nicht stark verpilzt war, zeigten die Aliculariarhizoiden in weitaus den meisten Fällen eine deutliche Verpilzung. Dazu kommt, daß sich die ziemlich kräftigen Aliculariapflänzchen ohne allzu große

Schwierigkeiten von epiphytischen Hyphen befreien lassen, was z. B. bei den mit Pilzen überwachsenen Cephaloziellen geradezu unmöglich ist.

Wird ein Aliculariapflänzchen nach oberflächlicher Reinigung in irgendeine Nährstofflösung gebracht (z. B. Pflaumendekokt oder eine mineralische Nährstofflösung), so entwickelt sich alsbald eine ganze Pilzflora. Ganz ähnliche Erfahrungen machte auch Peklo bei seinen Kulturen der Pilze aus den Mykorrhizen von Fagus und Carpinus[1]). Eine Aufzählung der so erhaltenen Pilze ist natürlich nutzlos, es sind eben die zurzeit auf dem Waldboden und den dort wachsenden Pflanzen epiphytisch lebenden Arten.

Folgende Methode lieferte bessere Resultate. Ein mit verpilzten Rhizoiden dicht bewachsenes Stämmchen von Alicularia wurde unter der Wasserleitung während etwa 15 Minuten abgespült. Dann wurde unter dem Präpariermikroskop nachgesehen, ob die Rhizoiden nicht mehr an der Außenseite mit Hyphen bewachsen waren. Dies war, wenn auch natürlich nicht bei allen, doch bei mehreren der Fall. Mit einer lanzettförmigen Präpariernadel wurden nun solche gereinigte Rhizoiden abgeschnitten. Nachdem ein Glasrohr in der Bunsenflamme in eine feine Spitze ausgezogen war, wurden mit dieser Spitze die freischwimmenden, abgeschnittenen Rhizoiden aufgenommen.

Inzwischen wurden hohlgeschliffene Objektträger zur Anfertigung von feuchten Kammern sterilisiert. Auf die Deckgläser gelangten Tropfen der folgenden Nährstofflösungen: 5 % Zuckerwasser, Pflaumendekokt, Dekokt von Aliculariapflänzchen, Dekokt von Alicularia unter Beifügung von 1 % Ammoniumtartrat und etwas Zigarrenasche; das gleiche Dekokt aber mit 3 % Ammoniumtartrat.

Es gelang, in diese Tropfen eins oder zwei der abgeschnittenen Rhizoiden zu bringen. Doch wurden nur diejenigen Tropfen, welche nur ein einzelnes Rhizoid enthielten, weiter beobachtet.

Merkwürdigerweise gelang die Entwicklung wenigstens eines Rhizoidpilzes in allen diesen Nährstoffen, was schon auf geringe Ansprüche hinweist, wählerisch ist er nicht. Schon nach wenigen Stunden fingen die Hyphen zu wachsen an, es war leicht zu beobachten, daß die in die Flüssigkeit auswachsenden Hyphen mit den Hyphen im Rhizoidlumen zusammenhingen (Fig. 8).

Freilich war die Entwicklung in den verschiedenen Hängetropfen nicht die gleiche. Am wenigsten geeignet war wohl die 5 %ige Zucker-

1) J. Peklo, Beiträge zur Lösung des Mikorrhizaproblems. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1909, Bd. XXVII, pag. 239 ff.

lösung, es dauerte bei Zimmertemperatur etwa 24 Stunden, bevor die Hyphen merkbar zu wachsen angefangen hatten. Das Protoplasma in den Hyphen war stark vakuolisiert und zeigte so auffallende und schöne Schaumstruktur, daß an abnorme Umstände gedacht werden mußte.

Nachdem diese Kultur etwa 4 Tage alt geworden war und die Zuckerlösung sich etwas konzentriert hatte (das Deckglas war am Rande nicht verschlossen) hatte sich auch das Bild des Pilzes geändert. Die dünnen Fäden waren z. T. in hefenartige Conidien zerfallen, teils auch waren die Hyphenzellen kürzer und dicker geworden und hatten sich neue Seitenzweige aus diesen dickeren Hyphen entwickelt.

Es zeigte sich, daß durch Verdünnung der Zuckerlösung die Bildung von Conidien aufhörte, die Conidien zu neuen Fäden auswuchsen und auch das Wachstum im allgemeinen beschleunigt wurde.



Fig. 8. Aus dem Rhizoid hervorwachsende Hyphen. Vergr. $^{560}/_{1}$.

In den übrigen Hängetropfen war die Entwicklung meist eine üppigere. Besonders in Pflaumendekokt und in Aliculariadekokt mit 3 %igem Ammoniumtartrat und Zigarrenasche war das Deckglas in wenigen Tagen bewachsen mit aus der Flüssigkeit hinauswachsenden Hyphen.

Die Kulturen in hängenden Tropfen bildeten den Ausgangspunkt von Reinkulturen.

Bevor aber eine genauere Beschreibung dieser Kulturen und des so erhaltenen Pilzes gegeben wird, muß folgendes erwähnt werden:

Wie oben angegeben wurde, stammten die ersten Pilzkulturen aus Rhizoiden der Alicularia scalaris. Da aber schon ohne Kultur beobachtet werden kann, daß bisweilen stark abweichende Pilzarten in den Rhizoiden wachsen, wurden mehrere Kulturversuche gemacht, um auch andere unzweifelhafte Rhizoidpilze in Reinkultur zu bekommen. So lieferten die eigentümlich infizierten Rhizoiden der Lophozia inflata eine Penicillium-Art. Es ist zwar sehr wahrscheinlich, daß dieses Penicillium die Ursache ist der „Němec'schen" Verpilzungsform, allein es gelang später nicht, diese Verpilzungen durch Infektion pilzfreier Lophozia-Kulturen künstlich zu erhalten. Wurden aber Lophoziarhizoiden, welche in gewöhnlicher Weise von hyalinen Hyphen durchwachsen waren, nach oben angegebener Methode abgeschnitten und in Kulturflüssigkeiten gebracht, so wurde hier (neben anderen

Arten) die nämliche Pilzart erhalten, wie aus den Rhizoiden der Alicularia.

Diese ersten Kulturen stammten von im Oktober 1908 bei Venlo eingesammelten Lebermoosen. Später wurden noch einige andere Arten gesammelt und die Kulturversuche wurden November 1909, März 1910 und Juli 1910 wiederholt. In der untenstehenden Tabelle sind die Resultate verzeichnet. Mit + sind angegeben die Kulturen, welche dieselbe Pilzart lieferte wie die Alicularien.

	Okt. 1908	Nov. 1909	März 1910	Juli 1910	
Alicularia scalaris . . .	+	+	+	+	
Lophozia inflata . . .	+	+	+	+	
Jungermannia connivens		+	+	—	
Jungermannia ventricosa		+	+	+	
Calypogeia trichomanis .		±	+	—	
Scapania albicans . . .			+	+	
Lophocolea bidentata . .		—	—	—	
Lophocolea heterophylla		+	+	+	
Cephalozia bicuspidata .		+	+	+	
Jungermannia crenulata .		+	+	+	Die Kultur dieses Lebermooses wurde mir aus Hilversum zugeschickt.

Mit — sind angegeben die Kulturen, welche mir die später zu beschreibende Pilzart nicht lieferten. Die acht zuletzt genannten Lebermoose wurden im Oktober 1908 nicht kultiviert, die Scapania albicans auch nicht in 1909. Daß Jungermannia (Cephalozia) connivens im Juli 1910 keine positive Resultate lieferte, ist vielleicht dem zuzuschreiben, daß die Pflänzchen am Fuße eines Eichenstumpfes, aber mehr auf dem Baume als auf der Erde wuchsen und sich also nicht unter den gleichen Bedingungen wie die übrigen erdbewohnenden Arten entwickelten. Anderes Material stand zurzeit nicht zu Diensten.

Es läßt sich erwarten, daß bei Wiederholung der Versuche mit geeigneten Exemplaren die positiven Resultate von 1909 und März 1910 wiederum auftreten.

Immer negativ verhielt sich Lophocolea bidentata, in merkwürdigem Gegensatz mit der verwandten Lophocolea heterophylla. Aus meinen Lophocolea bidentata-Pflanzen (aus der Umgebung von Venlo, wo aber die Art nicht so häufig ist wie z. B. bei Hilversum) entwickelten sich zwei Pilze, eine Cladosporium-Art und Botrytis cinerea, letztere wahrscheinlich als echter Parasit in den Rhizoiden wachsend.

Wenn nun auch bei den Kulturen der Rhizoidpilze wiederholt andere Arten auftraten, so zeigt doch die Tabelle, daß aus fast allen untersuchten Arten die gleiche Pilzart wie aus Alicularia scalaris erhalten wurde. Da weitere Infektionsversuche, wie später gezeigt werden soll, im allgemeinen gelangen, so sind wir wohl nicht weit von der Wahrheit entfernt, wenn wir sagen, daß die ursprünglich aus Alicularia scalaris isolierte Pilzart die Hauptursache ist der bei Venlo zu beobachtenden Rhizoidverpilzungen der Lebermoose[1]), vielleicht mit Ausnahme von Calypogeia und Lophocolea bidentata.

Diese lebermoosliebende Pilzart nun ist ein Mucor. Sie muß wohl sehr allgemein verbreitet sein und nicht nur in den Rhizoiden, sondern auch in der Erde und epiphytisch fast überall in meiner Umgebung sich vorfinden. Damit in Übereinstimmung ist die Anspruchslosigkeit der Art, wie sie aus den schon erwähnten und aus allen übrigen Kulturversuchen hervorgeht.

Nicht nur ist der Pilz in der Natur häufig, er erweist sich in den Kulturen als sehr plastisch. Das erklärt auch, wie es kommt, daß man beim Anblick der dünnen, vielfach septierten Hyphen in den Rhizoiden wohl nicht an einen Zygomyzeten denkt.

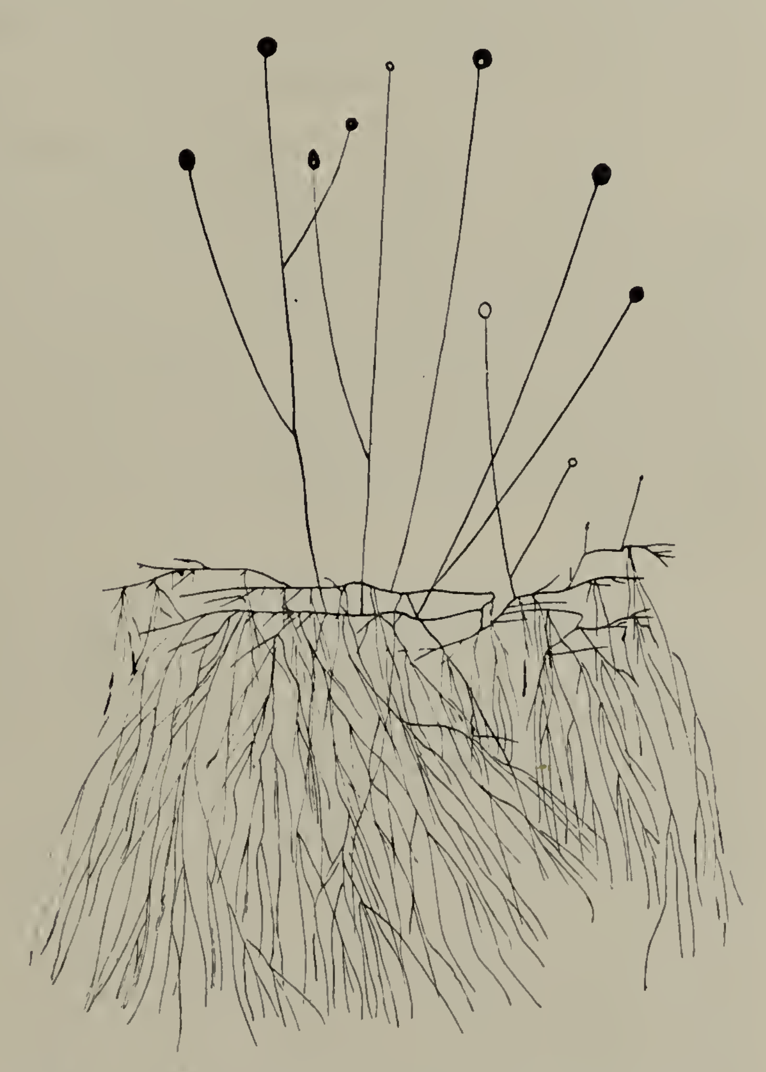


Fig. 9. Mucor rhizophilus. Habitus. $^{12}/_{1}$.

Die nachfolgende Beschreibung ist abgefaßt nach einer Kultur auf Aliculariadekokt, dem so viel Gelatine beigefügt wurde, daß die Masse nach Abkühlung erstarrte. Weiter enthielt die Gelatine 1 % Ammoniumtartrat und einige Zigarrenasche. Übrigens kann die Zusammensetzung des Nährbodens innerhalb ziemlich weiter Grenzen abgeändert werden, ohne daß dadurch das Äußere des Pilzes sich merklich änderte (Fig. 9):

1) Kulturversuche mit Hilversumer Exemplaren habe ich, mit Ausnahme von Jungermannia crenulata, nicht gemacht. Diese Art lieferte übrigens positive Resultate.

Nährmyzel und Luftmyzel sehr deutlich verschieden. Das Nährmyzel dringt bis 2 cm tief in die Gelatine ein und besteht aus wurzelähnlich verzweigten Hyphen, welche anfänglich farblos, später aber gelblich bis rötlich sein können. Die Verästelungen sind sehr verschieden dick, der Übergang von dickeren in dünneren Hyphen erfolgt häufig fast plötzlich. Die gelbliche bis rötliche Färbung wird verursacht durch die in den Hyphen sehr zahlreichen Öltröpfchen. Das Nährmyzel besitzt eine sehr ausgesprochene Neigung zur Querwandbildung. Diese Querwände entstehen ursprünglich ziemlich weit auseinander, später aber kommen mehrere bis viele neue Wände hinzu. Die so geformten Zellen sind meist tonnenförmig, dünnwandig und können sowohl miteinander in Zusammenhang bleiben wie auch als Oidien abgeschürt werden. In beiden Fällen entwickeln sich leicht neue Hyphen aus diesen Gebilden.

Neben diesen Fortpflanzungszellen liefert das Nährmyzel noch zwei andere: Chlamydosporen und Sproßmyzelien. Chlamydosporen unterscheiden sich von den oben genannten Oidien durch ihre etwas dickere Wandung und dunklere Farbe, sie entwickeln sich nur unter ungünstigen Umständen, hauptsächlich Austrocknung und stärkeren Zuckergehalt des Nährbodens. Funktionell sind sie den Oidien gleich, diese aber bilden sich schon in jungen Kulturen, jene entstehen meist erst später.

In Zuckerlösungen (so schon in 5 %igem Zuckerwasser) zerfallen schließlich ganze Faden in kleine elliptische, farblose und dünnwandige Zellen, welche hefeartig sprossen. Außer Öl findet man in dem Nährmyzel immer Glukogen, besonders in den dünneren Hyphen, welche in Zuckerlösungen wachsen. Eigentümlich ist eine Bildung von Inkrustationen um die Hyphen. Das Luftmyzel ist rein weiß, auch später ist es noch weiß, aber durch die zahllosen Sporen aus den zerflossenen Sporangien, zerknickte Sporangienstiele usw. wird es etwas grau. Die jungen Sporangien bilden sich in normalen Kulturen schon nach 2 bis 3 Tagen; die Sporangienbildung kann längere Zeit auf sich warten lassen in Kulturen in kleinen Glasdosen, also wohl in dampfgesättigtem Raum. Auch auf Nährboden mit mehr als 4 %igem Ammoniumtartrat unterbleibt die Sporangienbildung einige Zeit und wird auch später niemals eine ausgiebige.

Der Sporangienstiel ist 1—1½ cm lang, einzellig oder mit einigen wenigen Wänden, 10—12 μ dick, meistens recht und wenig verzweigt bis unverzweigt. In ungünstigen Umständen ist der Basalteil etwas hin- und hergebogen.

Die jungen Sporangien sind gelblich, werden später braun und zuletzt schwarz. Ihre Größe schwankt zwischen 25 μ und 50 μ, sehr selten sind sie größer. Die Wand ist sehr feinstachelig oder glatt und zerfließt zuletzt. In feuchten Kammern erfolgt die Auflösung der Sporangienwand so schnell, daß man bisweilen zahlreiche Sporen in Schleim eingebettet findet, ohne Spur einer Sporangiumwand. Die Columella ist rund, glatt, etwa 14—20 μ groß.

Die Zahl der Sporen beträgt 50—100, sie sind farblos und klein, ellipsoidisch, 2—3 μ breit, 4—5 μ lang.

In den Kulturen bildeten sich an den Rändern der Gelatine, also gegen die Wand des Reagenzglases, Zweige des Luftmyzels, welche oidienartige Conidien abschnürten. Diese Oidien keimen sofort.

Die Zygosporen, welche nur in Massenkulturen auftraten, sind klein (etwa 50 μ), gelb bis gelbbraun, warzig.

Recht stark ist die Neigung dieser Mucor-Art zur Bildung von Riesenzellen, wie sie z. B. auch von Ritter für Mucor spinosus und andere Arten beschrieben worden sind[1]). Diese Riesenzellen haben längliche, birnförmige oder kugelige Gestalt, sie sind dünnwandig und können entweder fast nur eine oder einige große Vakuolen oder auch körniges Protoplasma enthalten. In älteren Riesenzellen findet man zahlreiche Fetttropfen von schwach gelblicher Farbe.

Die von Ritter beobachtete Riesenzellenbildung bei Mucor spinosus erfolgt in verschiedenen Nährstofflösungen bei Anwesenheit freier Zitronensäure, aber besonders ausgiebig bei Kultur in zuckerhaltigen Lösungen mit anorganischen Ammonsalzen als Stickstoffquelle und geringen Mengen organischer Säuren[2]). Aus seinen Versuchen zieht Ritter den Schluß, daß die Riesenzellenbildung bei den von ihm untersuchten Arten bedingt wird durch die H-Ionen, welche sich in der Lösung befinden durch die Anwesenheit der geringen Säuremengen. Eigentümlichkeiten der Riesenzellen werden dann durch die übrigen Bestandteile der Nährlösungen verursacht.

Für die Mucor-Art der Lebermoosrhizoiden liegen offenbar die Verhältnisse anders. Denn die Riesenzellen treten in allen Kulturen auf, so z. B. in Pflaumendekoktgelatine, Gelatine mit 1—4 % Milchzucker (hier besonders zahlreich und schön) usw.[3]). Zwar bildet auch Mucor racemosus Riesenzellen ohne Säurezusatz, aber dann sind doch

1) G. Ritter, Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1907, Bd. XXV, pag. 255 ff.

2) Ritter, l. c. pag. 259.

3) Die Reaktion der Gelatine war mit etwas Zigarrenasche neutralisiert.

wenigstens Ammonsalze und auch NaCl in der Nährlösung vorhanden. Basidiobolus ranarum bildet Riesenzellen in Zucker-Peptonlösung mit 10 % Glyzerin bei 30°.

Die Mucor-Art bildet, wie gesagt, Riesenzellen in allen Nährlösungen, welche zur Verwendung kamen. Aber wenn die Reaktion des Nährbodens untersucht wurde nach längerer Kultur des Pilzes, so zeigt sie sich eine ziemlich starke Säure. Vielleicht erfolgt die Riesenzellenbildung in den Kulturen auch hier nach der Säurebildung durch den Pilz.

Die Riesenzellenbildung ist ohne Bedeutung für die Frage nach der Bedeutung der Rhizoidenverpilzungen für die Lebermoose. Denn, wenn wirklich die Riesenzellen auftreten nach Bildung irgendeiner Säure, so bildet sich diese Säure doch nur in den Kulturen und nicht in den Lebermoosrhizoiden. Man findet nie eine Spur von Riesenzellenbildung in den Rhizoiden. Sollten aber die Hyphen in den Rhizoiden Säure bilden, so könnte die Verpilzung für die Aufnahme anorganischer Nahrung aus dem Boden von Bedeutung sein. Schließlich muß noch bemerkt werden, daß zwischen Chlamydosporen, Oidien und Riesenzellen alle Übergangsstadien gefunden werden können. Die Mucor-Art aus den Rhizoiden ist wohl nicht beschrieben, wenn sie auch eine in meiner Umgebung sehr häufige sein muß. Wir geben darum hier folgende Diagnose:

Mucor rhizophilus n. sp. Nährmyzel reichlich verzweigt, anfänglich weiß, später gelblich bis schwach rötlich. Luftmyzel weiß. Sporangienträger wenig verzweigt bis unverzweigt, etwa 1—1½ cm lang, ± 12 μ dick, recht, nur an der Basis bisweilen etwas hin- und hergebogen. Sporangien meist 25—50 μ dick, kugelig, anfänglich gelblich, später dunkel, braun bis schwarz, mit zerfließender, meist glatter, aber bisweilen schwach inkrustierter Wand mit oder ohne Basalkragen. Columella kugelig, etwa 15—30 μ dick, farblos, glatt. Sporen ellipsoidisch oder (trocken) an einer Seite etwas abgeflacht, höchstens 6 μ lang, 2—3 μ dick. Zygosporen klein, ± 50 μ, gelblichbraun, schwach warzig.

Myzel öfters mit vielen Zellwänden, bildet leicht dünnwandige Chlamydosporen, oidienartige „Conidien", Mucorhefe und Riesenzellen.

Die Art ist zwar mit Mucor racemosus sehr verwandt, unterscheidet sich aber sofort durch die dünnwandigen Chlamydosporen, die zerfließenden Sporangien und die viel kleineren Sporen. So bestehen auch Ähnlichkeiten mit Mucor erectus Bain., Mucor fragilis Bain., Mucor genevensis Lender u. a.

Es ist merkwürdig, daß Mucor rhizophilus nicht schon gefunden wurde von Oudemans und Koning, welche die Pilze aus dem Waldboden des „Spanderswoud“ zwischen Hilversum und Bussum kultivierten und beschrieben[1]. Ich habe selbst viele Lebermoose im Spanderwoud gesammelt und auch dort die fast universelle Infektion der Rhizoiden beobachten können. Unter den von diesen Autoren beschriebenen Pilzen sind drei Mucor-Arten[2]: Mucor geophilus Oud., Mucor Saccardoi Oud. und Mucor racemosus Fres. Die erstgenannte Art unterscheidet sich von Mucor rhizophilus durch den immer deutlichen Basalkragen, die stärkere Bestachelung der Sporangienwand, die meist sehr viel größeren Sporangien, die besonders große Columella usw. Auch die sehr kleinen chlamydosporenähnlichen Zygosporen sind deutlich verschieden von den Zygosporen des Mucor rhizophilus.

Mucor Saccardoi hat schwach violetten Zellsaft, immer unverzweigten Sporangienträger, Sporangien mit Apophyse usw. Auch diese Art kann also unmöglich mit Mucor rhizophilus identisch sein.

Während also bei Venlo aus fast allen Lebermoosen Mucor rhizophilus zu züchten ist, fehlt diese Art wahrscheinlich im Spanderswoud. Auch die später im Spanderswoud gefundene Mucor-Art (Mucor adventitius Oud.) stimmt nicht mit Mucor rhizophilus überein; sie hat immer einen Basalkragen, größere Sporen und leichtfarbige Sporangien.

Es scheint also, daß die Rhizoidverpilzungen in der Umgebung von Hilversum (speziell im Spanderswoud) von anderen Pilzarten verursacht werden als in der Umgebung von Venlo. Doch erhielt ich auch Mucor rhizophilus aus Hilversumer Exemplaren von Jungermannia crenulata.

Da nun Mucor racemosus ein so verbreiteter Pilz ist, welcher sich auch nur in Größenverhältnissen, in der Wanddicke der Chlamydosporen und in der Öffnungsweise der Sporangien von Mucor rhizophilus unterscheidet, liegt der Gedanke nahe, daß die Rhizoidverpilzungen vielleicht auch vom typischen Mucor racemosus verursacht werden können.

Es gelang tatsächlich, die Rhizoiden mit Mucor racemosus zu infizieren. Die wenigen Versuche mit dieser Pilzart machen es aber schwierig zu beurteilen, ob wirklich überall Mucor racemosus als Stellvertreter von Mucor rhizophilus auftreten kann.

Jedenfalls ist Mucor rhizophilus eine mit Mucor racemosus sehr nahe verwande Art. Man findet z. B. in Kulturen der erstgenannten

1) Oudemans et Koning, Prodrome d'une flore mycologique etc. Arch. néerl. 1902, Sér. II, Tome VII.

2) l. c. pag. 270—280, Tafel V und VI.

Art bisweilen Sporangien von 60—70 μ, ja sogar von 108 μ Durchmesser. Auch ist die Columella, wenn auch fast immer kugelig, doch bisweilen etwas birnförmig. Der Basalkragen, der bei Mucor racemosus immer vorhanden ist, fehlt bei Mucor rhizophilus meistens oder ist nur als äußerst schmaler Streifen sichtbar. Die Sporangien einer Kultur auf Brot mit Pflaumendekokt zeigten später allgemein einen Basalkragen.

Die Farbe der reifen Sporangien ist bei Mucor rhizophilus immer schwarz oder sehr dunkelbraun. Die Sporen sind immer kleiner als bei Mucor racemosus.

Kultur- und Infektionsversuche.

Um den Einfluß der Rhizoidverpilzungen studieren zu können, galt es zunächst absolut pilzfreie Kulturen der zu untersuchenden Lebermoose zu erhalten.

Folgende Arten wurden dafür ausgewählt: Lophozia inflata, Cephalozia bicuspidata, Cephaloziella sp. Jungermannia ventricosa. Sämtliche Kulturen wurden in Glasdosen auf Torfstücke angelegt, nachdem der Torf während 5—6 Stunden in einige Male gewechseltem Wasser ausgekocht worden war. Die Torfstücke wurden getränkt mit von der Crone'schen oder mit Pfeffer'scher Nährlösung, und zwar so, daß die Stärke der Lösung in den Torfstücken etwa die normale war. Auch wurden Versuche gemacht mit einer von der Crone'schen Lösung der halben Stärke.

Bei Lophozia inflata dienten die Perianthen zur Erlangung einer pilzfreien Kultur. Wie bekannt, sind die meisten Perianthen dieser Art zwar vollständig entwickelt, aber sie umschließen fast nur abortierte Archegonien. Die Ansatzstelle des Perianths besteht aus kleineren, weniger durchsichtigen und dünnwandigen Zellen, welche sehr leicht losgerissen werden können. Unter geeigneten Bedingungen haften die Perianthen sich mittels Rhizoiden fest und wachsen dann zu mehreren Stämmchen aus[1]).

Durch Überstreichen mit der Hand wurden nun von einem größeren Rasen der Lophozia inflata die meisten Perianthen losgerissen und dann in eine Uhrschale mit Wasser gebracht. Bei schwacher Vergrößerung wurden diejenigen Exemplare ausgesucht, welche keine anhaftenden Pilzhyphen zeigten und die nicht von Milben bewohnt waren (was doch sehr häufig der Fall ist).

1) V. Schiffner.

Die ausgesuchten Perianthen wurden Stück für Stück unter der Wasserleitung abgespült und dann in die Glasdosen gebracht.

Es sei hier beiläufig bemerkt, daß die Entwicklung von Pflänzchen aus den Perianthen eine längere Zeit in Anspruch nahm als man nach Schiffner's Mitteilung erwarten durfte. Es bildeten sich an der Basis und an etwaigen Rissen zunächst Rhizoide, und in etwa 4—6 Monaten hatten sich junge Pflänzchen entwickelt.

Auch wurde eine Kultur angelegt durch Schwimmenlassen der Perianthen auf von der Crone'schen Lösung. Diese Perianthen entwickelten sich besonders schlecht, nach einem Jahre waren die jungen Pflänzchen kaum über ein Zwergstadium hinausgekommen.

Bei Jungermannia ventricosa, Cephalozia bicuspidata und die Cephaloziella lieferten die Brutkörner leicht pilzfreie Kulturen. Besondere Vorsichtsmaßregeln wurden hier kaum in acht genommen, die Resultate waren ganz gut; nur in einem einzigen Falle entwickelte sich auf die Cephaloziellakultur eine Isariaförmige Pilzvegetation.

Die in den Glasdosen sich entwickelnden Lebermoose, welche also in absolut feuchtem Raum wuchsen, blieben in Größe alle hinter den in der Natur gesammelten Exemplaren zurück. Die stark positiv heliotropischen Pflänzchen sahen schmächtiger aus, ihre Blätter waren kleiner und bleicher. Doch mußten die Glasdosen verschlossen bleiben, wie folgender Versuch zeigt:

Von einer Glasdose mit einer Jungermannia ventricosa-Kultur wurde der Deckel während zwei Stunden abgenommen und die Dose offen auf dem Arbeitstische stehen gelassen. Danach wurde die Dose wiederum verschlossen. Nach einigen Tagen hatten sich auf dem Torf und auf den Lebermoosen folgende Pilze entwickelt: Rhizopus nigricans, Penicillium glaucum und ein steriles weißes Myzelium, das unbestimmbar war.

Diese infizierte Kultur wurde später mehrfach auf Rhizoidverpilzungen untersucht. Es zeigte sich aber, daß die Hyphen der genannten Arten zwar die Stämmchen umsponnen, nicht aber in die Rhizoiden eindrangen.

Wenn nun auch die zufällige Pilzflora aus dem Arbeitszimmer also wohl nicht imstande ist, die Rhizoiden zu infizieren, so würden doch die Hyphen eine spätere Untersuchung nach Infektion mit Mucor rhizophilus beschwerlich machen.

Alle Lebermooskulturen sind daher nur wenig und dann noch sehr vorsichtig gelüftet werden.

Zur Infektion der Lebermoose wurden den Reinkulturen des Mucor rhizophilus kleine Myzelstücke mit oder ohne Sporangien entnommen und diese Stücke zwischen die Stämmchen und Blätter der Moose gebracht. Die Hyphen breiteten sich schnell über die Pflänzchen aus, umsponnen schnell Blätter und Stamm, aber die Infektion der Rhizoiden ließ meistens ziemlich lange auf sich warten. Es kann sein, daß die feuchten Torfstücke den Pilz wenig anlockten, doch wurden immer, wie aus den folgenden Tabellen hervorgeht, die Rhizoiden infiziert.

I. Lophozia inflata.

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	18. Dez. 09	28. Dez. 09	Febr. 10	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	16. Dez. 09	28. Dez. 09	Ende Jan. 10	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	12. Dez. 09	24. Dez. 09	Mitte Jan. 10	1/2 v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	11. Dez. 09	21. Dez. 09	Mitte Jan. 10	1/2 Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	20. Febr. 10	2. März 10	Ende März 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	20. Febr. 10	1. März 10	Ende März 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	18. Febr. 10	1. März 10	Ende März 10	1/2 v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	15. Febr. 10	28. Febr. 10	Mitte März 10	1/2 Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	1. Juni 10	14. Juni 10	Anfang Juli 10	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	1. Juni 10	15. Juni 10	Anfang Juli 10	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	30. Mai 10	14. Juni 10	Anfang Juli 10	1/2 v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	31. Mai 10	14. Juni 10	Anfang Juli 10	1/2 Pfeffer'scher „

Resultate dieser Versuchsreihe: Die Infektion der Rhizoiden mit Mucor rhizophilus gelingt bei Lophozia inflata in allen Fällen. Die Infektion war immer stärker, wenn das Lebermoos auf Torf mit Pfeffer'scher als auf Torf mit von der Crone'schen Nährlösung gewachsen war. Die Nährlösung von halber Stärke begünstigt die Infektion. Der günstige Einfluß der Zusammensetzung und der Konzentration ist im Sommer viel geringer oder fast Null. Die Infektion erfolgt im Frühling am schnellsten.

(Tabelle II s. nächste Seite oben.)

Resultate dieser Versuchsreihe. Auch hier gelingt die Infektion ohne Ausnahme. Die Pfeffer'sche Lösung fördert, wie in der ersten Versuchsreihe, die Infektion, und auch hier ist die schwächere Lösung die günstigere. Die Infektion erfolgt bei Cephalozia bicuspidata schneller als bei Lophozia inflata. Im Sommer verhalten sich von der Crone'sche und Pfeffer'sche Lösung mit Bezug auf die Infektionsbeschleunigung fast gleich.

II. Cephalozia bicuspidata.

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	10. Dez. 09	10. Dez. 09	Mitte Jan. 10	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	10. Dez. 09	14. Dez. 09	Mitte Jan. 10	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	8. Dez. 09	11. Dez. 09	Anfang Jan. 10	½ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	5. Dez. 09	10. Dez. 09	Anfang Jan. 10	½ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	10. Febr. 10	2. März 10	Mitte März 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	14. Febr. 10	1. März 10	Mitte März 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	11. Febr. 10	26. Febr. 10	Anfang März 10	½ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	11. Febr. 10	24. Febr. 10	Anfang März 10	½ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	20. Mai 10	12. Juni 10	Ende Juni 10	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	20. Mai 10	12. Juni 10	Ende Juni 10	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	27. Mai 10	12. Juni 10	Ende Juni 10	½ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	26. Mai 10	11. Juni 10	Ende Juni 10	½ Pfeffer'scher „
13	1. Juni 10	16. Juni 10	28. Juni 10	abgebrochen	v. d. Crone'schen „
14	1. Juni 10	15. Juni 10	28. Juni 10	„	Pfeffer'scher „
15	1. Juni 10	15. Juni 10	28. Juni 10	„	½ v. d. Crone'schen „
16	1. Juni 10	14. Juni 10	27. Juni 10	„	½ Pfeffer'scher „

Die Kulturen 13—16 mußten beim Eintritt der Ferien abgebrochen werden.

III. Cephaloziella spec.

Die Resultate der Infektion von Cephaloziella sind weniger befriedigend als bei den schon besprochenen Arten. Zwar haben die Infektionsversuche Erfolg gehabt, aber die Pilze entwickelten sich auf Blättern und Stämmchen so außerordentlich, daß die Lebermoose ganz

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	6. Dez. 09	12. Dez. 10	Ende Dez. 09	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	6. Dez. 09	11. Dez. 10	Ende Dez. 09	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	6. Dez. 09	11. Dez. 10	Ende Dez. 09	½ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	5. Dez. 09	11. Dez. 10	± 24. Dez. 09	½ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	12. Febr. 10	14. Febr. 10	Ende Febr. 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	12. Febr. 10	14. Febr. 10	Ende Febr. 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	12. Febr. 10	14. Febr. 10	Ende Febr. 10	½ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	8. Febr. 10	10. Febr. 10	Ende Febr. 10	½ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	18. Mai 10	abgestorben	abgestorben	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	16. Mai 10	± 18. Mai 10	abgestorben	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	16. Mai 10	20. Mai 10	Ende Mai 10	½ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	16. Mai 10	abgestorben	abgestorben	½ Pfeffer'scher „

in einem Pilzmantel gehüllt waren. Sie erkrankten und starben ab, wodurch die Kulturen bisweilen nicht lange genug fortgesetzt werden konnten.

Resultate der Versuchsreihe. Der Einfluß der Nährstoffkonzentration bleibt derselbe. Die Infektion erfolgt schnell.

Es muß hier bemerkt werden, daß die Daten etwas weniger zuverlässig sind als bei den vorangehenden Versuchsreihen. In der vierten Spalte sind die Tage angegeben, an welchen eine Infektion von mindestens 10 Rhizoiden an einem Stämmchen beobachtet wurde.

Die Hyphen legten sich fast wie Kletterpflanzen um die Rhizoiden. Wenn auch, wie aus der Tabelle hervorgeht, die Infektion der Rhizoiden mit Mucor rhizophilus gelang, so war doch das Verhältnis zwischen Lebermoos und Pilz ein anderes als in den beiden vorhergehenden Fällen. Vielleicht wird in der Natur die Rhizoidinfektion bei den Cephaloziellen meistens durch eine andere Pilzart verursacht.

IV. Jungermannia ventricosa.

Die aus den Brutkörnern hervorgegangenen Kulturen dieses Lebermooses erinnerten sehr an die langstengeligen, kleinblätterigen Formen, wie man sie zwischen Hypnazeen in Waldgräben unter Calluna usw. findet. Rhizoiden waren nur spärlich entwickelt, nur an den Stammspitzen bildeten sich Rhizoidbündel, welche aber, wie auch die Luftrhizoiden bei anderen Arten, nur spärlich infiziert wurden.

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	14. Dez. 09	22. Dez. 09	Mitte Jan. 10	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	12. Dez. 09	20. Dez. 09	Mitte Jan. 10	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	12. Dez. 09	20. Dez. 09	± 10. Jan. 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	12. Dez. 09	abgestorben	abgestorben	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	24. Febr. 10	2. März 10	Ende März 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	22. Febr. 10	2. März 10	Ende März 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	20. Febr. 10	Ende Febr. 10	Mitte Febr. 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	20. Febr. 10	25. Febr. 10	Mitte Febr. 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	27. Mai 10	3. Juni 10	abgestorben	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	27. Mai 10	4. Juni 10	Mitte Juni 10	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	27. Mai 10	3. Juni 10	Mitte Juni 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	25. Mai 10	1. Juni 10	Mitte Juni 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
13	1. Juni 10	18. Juni 10	24. Juni 10	abgebrochen	v. d. Crone'schen „
14	1. Juni 10	14. Juni 10	20. Juni 10	„	Pfeffer'scher „
15	1. Juni 10	16. Juni 10	20. Juni 10	„	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
16	1. Juni 10	14. Juni 10	20. Juni 10	„	$^1/_2$ Pfeffer'scher „

Resultate dieser Versuchsreihe. Die Infektion erfolgt nicht so schnell wie bei Cephalozia und Cephaloziella, dagegen wurde das ungefähre Maximum der Infektion schneller als bei Cephalozia. Der Einfluß der Nährlösung ist weniger deutlich.

Fassen wir die Resultate der Infektionsversuche zusammen, so steht wohl fest, daß Mucor rhizophilus imstande ist, Rhizoidverpilzungen verursachen zu können. Über die Zeit, welche zur Infektion nötig ist, die verschiedenen Intervalle zwischen den erhaltenen Daten und den Einfluß der Nährungsflüssigkeiten läßt sich kaum etwas mehr als das schon Gesagte mitteilen. Diese unter den besonderen Bedingungen der Kulturen erhaltenen Resultate haben ohne weitere Versuche keinen Wert zur Beurteilung der Infektionen in der Natur. Zwar zeigt es sich, daß eine konzentriertere Nährlösung und somit auch wohl eine kräftigere Ernährung der Lebermoose die Verpilzung etwas hemmt, und daß diese Hemmung stärker ist bei von der Crone'schen als bei Pfeffer'scher Nährlösung.

Äußerlich sehen die Lebermooskulturen auf den verschiedenen Flüssigkeiten einander völlig ähnlich, nur scheint es, als wären die auf schwacher Nährlösung kultivierten Lebermoose etwas stärker heliotropisch. Wenn die Infektion also ungleich schnell und stark erfolgt, so muß man wohl annehmen, daß die auf der stärkeren Nährlösung kultivierten Lebermoose resistenter sind als die, welche auf schwächerer Lösung wachsen. Es könnte zwar sein, daß die Nährlösung auch auf die Entwicklung des Pilzes hemmend wirkte. Wie aber aus den Tabellen hervorgeht, wird der Unterschied zwischen den Infektionen der verschiedenen Kulturen im Sommer immer undeutlicher. Die Lebermoose (wenigstens in den Kulturen) assimilieren dann kräftiger. In diesen besseren Umständen ist es für die Lebermoose anscheinend weniger wichtig, auf welche Weise und in welcher Stärke ihnen die Mineralstoffe dargeboten werden.

Wenn die Infektion im Sommer schneller erfolgt als in den anderen Jahreszeiten und sie auch schneller verläuft, so kann das sehr gut dadurch verursacht werden, daß Mucor rhizophilus bei etwas höherer Temperatur bedeutend schneller wächst.

Alles in allem bekommt man den Eindruck, daß kräftige Lebermoose, welche genügende Nährung aufnehmen können und an etwas kühlen Stellen wachsen, weniger leicht infiziert werden als Lebermoose unter anderen Lebensbedingungen.

Die Beobachtungen im Freien stimmen der Hauptsache nach hiermit überein.

Einen Augenblick könnte man meinen, daß vielleicht die stärkere und schnellere Verpilzung der weniger kräftig ernährten Lebermoose diesen bei der Nahrungsaufnahme behilflich sein könnte. Das würde allerdings stimmen mit einer Auffassung der Rhizoidverpilzungen als echte Mykorrhiza. In den Kulturen aber ist die Verpilzung der Anfang einer Erkrankung, die schließlich zum Absterben führen kann. Im Freien wird die Verpilzung nur sehr selten so intensiv (häufiger z. B. bei den Cephaloziellen), der Pilz ist dann mehr Saprophyt als Parasit, während er in der Kultur entschieden parasitär auftritt.

Bei den verschiedenen Kulturen und auch bei der Beobachtung der eingesammelten Lebermoose tun sich mehrere Fragen auf mit Beziehung auf die Art und Weise der Verpilzung usw.

Wie kommt es, daß die Luftrhizoiden so ganz selten infiziert werden, auch dann, wenn alle oder fast alle Bodenrhizoiden von Hyphen durchwachsen sind? Mucor rhizophilus hat ein Nährmyzel, das positiv geotropisch, schwach negativ heliotropisch und hygrophil ist. Man beobachtet den Pilz auf den Lebermoosen immer nur in vegetativem Zustande. Die Hyphen werden also meistens die feuchteren, dunkleren Stellen an der Ventralseite des Stämmchens aufsuchen. Das führt sie bei den kriechenden Pflänzchen von selbst auf die Unterseite. Vom Stämmchen aus, worüber die Hyphen kriechen, werden die Rhizoiden infiziert, weil der Pilz jedenfalls parasitäre Neigungen hat, aber in die Rhizoiden leicht eindringen kann und vielleicht auch besser wächst als in den Chlorophyll führenden Zellen des Stämmchens. Die Rhizoiden bieten dem Pilze günstigere Wachstumsbedingungen als die oberen Erdschichten. Chemotropie wird auch hier ihre Rolle spielen.

Bei orthotropen Lebermoosen oder bei aufrecht wachsenden Stammspitzen werden die helleren, trockeneren Teile vom Pilze gemieden; die Luftrhizoiden haben schon dadurch geringere Infektionschancen. Die Luftrhizoiden wachsen häufig in etwas horizontaler Richtung, auch werden sie hell durchleuchtet. Diese und noch wohl andere Umstände könnten vielleicht die Ursache sein der seltenen Infektion dieser Rhizoiden.

Daß die Mukorhyphen überhaupt die Rhizoiden aufsuchen, auch wenn der Pilz in den oberen Bodenschichten vegetiert, ist in bezug auf die halb parasitische Lebensweise wohl begreiflich. Immerhin werden schwache, halb abgestorbene oder defekte Rhizoiden leichter infiziert als ganz gesunde Rhizoiden. Dieses findet aber häufig statt, wenn die Infektion vom Stämmchen aus erfolgt. Überhaupt scheint Mucor rhizo-

philus eher Epiphyt als Endophyt zu sein. Das Äußere der in den Rhizoiden wachsenden Hyphen erinnert an die dünnen, mit Glukogen gefüllten Hyphen, wie man sie immer in den Kulturen, ausgehend von dickeren Hyphen, finden kann. Diese dünneren Hyphen entstehen aber auch dann, wenn durch Austrocknen des Nährmediums oder Erschöpfung der Nährquelle die Wachstumsbedingungen ungünstig werden. Zur gleichen Zeit treten dann in diese Hyphen ziemlich zahlreiche, dünne Querwände auf, wodurch auch die Ähnlichkeit mit Mucorineenhyphen verloren geht.

Es scheint also dem Pilze in den Lebermoosrhizoiden doch nicht so besonders gut zu gefallen. Nachdem der Inhalt der Rhizoiden größtenteils vom Pilze desorganisiert und aufgenommen worden ist, finden die Hyphen nur dann wiederum Nahrung, wenn sie entweder in eine grüne Zelle des Stämmchens eindringen oder das Rhizoid wiederum verlassen (was aber, wie ich meine, nur ausnahmsweise stattfindet).

Zur Sporangienbildung bringt der Pilz es dann auch auf dem Lebermoose nicht. Dafür fehlt genügende Nahrung. Kaum ist diese vorhanden oder die Sporangienbildung usw. erfolgt innerhalb einiger Tage.

Der Nutzen des Zusammenlebens mit einem Lebermoose ist für den Mukor also wohl temporär, nachdem die infizierten Rhizoiden keine Nährstoffe mehr darbieten, besorgen sie den Hyphen zwar noch eine „Wohnung", aber weiter nichts. Die Infektion der grünen Zellen ist jedenfalls den meisten Pilzen (wie auch Mucor rhizophilus) nicht leicht, wahrscheinlich ist der Zellinhalt für die Entwicklung des Myzels von ungünstiger Zusammensetzung.

Ob das Lebermoos irgendeinen Nutzen von der Infektion mit Pilzen haben kann, ist nicht leicht zu beurteilen. In den Kulturen wurde dem Lebermoose alle Nahrungsstoffe in genügenden Quantitäten dargeboten. Daß es durch die Infektion der Rhizoiden und besonders durch die der grünen Zellen benachteiligt wird ist klar. Aber vielleicht können doch im Freien die mit Hyphen durchwachsenen Rhizoiden leichter Wasser und anorganische Nahrungsstoffe aus dem Boden aufnehmen als die unverpilzten Rhizoiden. Die Transpiration der Lebermoose scheint eine geringe zu sein, die Aufnahme von Wasser erfolgt leicht durch die Blätter, weshalb die Rhizoiden häufig mehr Haftorgane als „Wurzeln" sind. Die dochtartig durchwachsenen Rhizoiden saugen wahrscheinlich ziemlich stark das Bodenwasser auf, vielleicht wird diese Wirkung noch verstärkt durch die Anwesenheit eines Pilzknäuels in der Nachbarzelle des Rhizoids.

Schließlich aber werden alle diese Meinungen und Spekulationen nur verursacht durch die Neigung, immer etwas Nützliches zu suchen in organischen Strukturen, Symbiosen, Genossenschaften oder wie man das Zusammenleben zweier oder mehrerer Organismen nennen will. Wir wissen, daß solche Symbiosen nützlich sein können, die schädlichen sind uns auch bekannt. Die Symbiose zwischen Lebermoos und rhizoidbewohnenden Pilzen erscheint als eine ziemlich neutrale, wobei Nutzen und Schaden einander aufheben.

Es ist aber sehr wohl möglich, daß aus solch einem neutralen oder sogar schädlichen Beginn sich eine nützliche Symbiose entwickeln kann. Die Rhizoidverpilzungen der Jungermannien können als rudimentäre Mykorrhizen aufgefaßt werden; weiter zurück als bis an die Bryophyten wird man im Pflanzenreiche wohl nicht zu gehen haben, um die einfachsten Mykorrhizen anzutreffen.

Jedenfalls ist die Symbiose zwischen Jungermanniacee und Mucor rhizophilus eine sehr zufällige, die große Plastizität des Pilzes macht es begreiflich, daß seine Hyphen so verschiedene Lebermoosarten infizieren können.

Zusammenfassung.

1. Die Verpilzung der Rhizoiden von foliösen Jungermanniales ist eine weit verbreitete Erscheinung.

2. Doch ist die Verpilzung keineswegs konstant; dieselbe Lebermoosart kann verpilzte und unverpilzte Rhizoiden haben.

3. Die Verpilzung wird, je nach Umständen, von verschiedenen Pilzarten verursacht.

4. Bei einigen Lebermoosarten (z. B. Calypogeia trichomanis, Lophozia inflata u. a.) kommen neben anderen Verpilzungsformen auch solche vor, wobei der Pilz haustorienartige Fortsätze in die grünen Nachbarzellen des Rhizoids eindringen läßt (die Němec'sche Form der Verpilzung).

5. Bei einigen anderen Lebermoosarten (Cephalozia bicuspidata, Cephalozia connivens) bilden die Hyphen dichte Knäuel in den aufgeschwollenen Rhizoidspitzen (Pilzgallen).

6. Bei Lophozia inflata verursacht der Pilz, wenn er in die Rhizoiden eindringen will, Zellwandverdickungen aus Zellulose und Glukogen.

7. Diese Verdickungen erleichtern aber das Eindringen nicht, denn sie umgeben häufig die eindringende Hyphenspitze und verhindern dadurch das Eindringen in das Zellinnere.

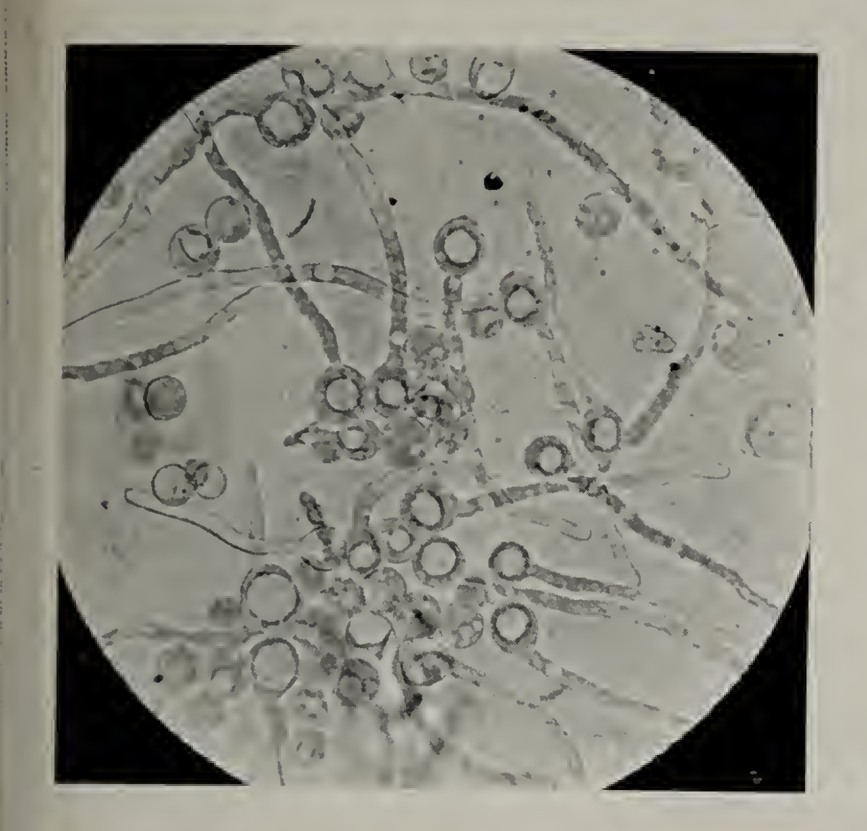


Fig. 1.

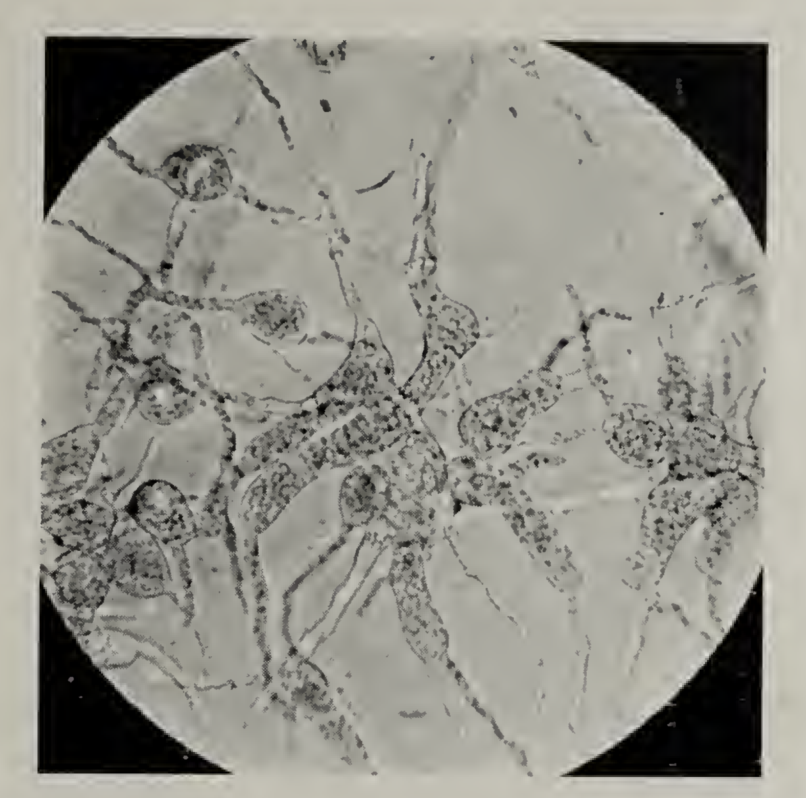


Fig. 2.

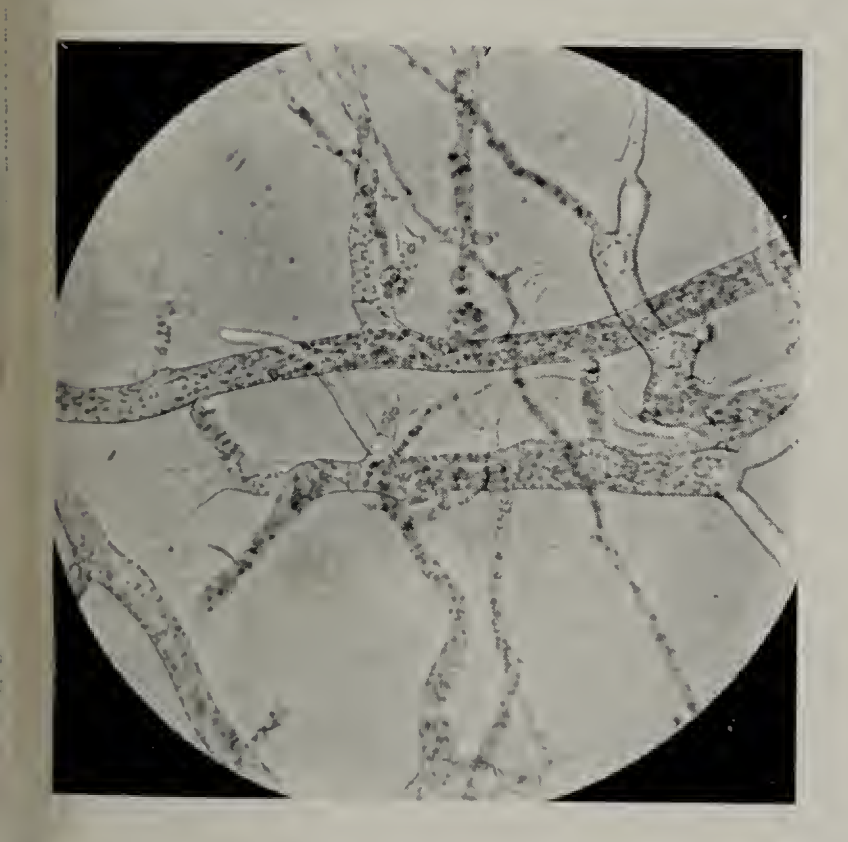


Fig. 3.

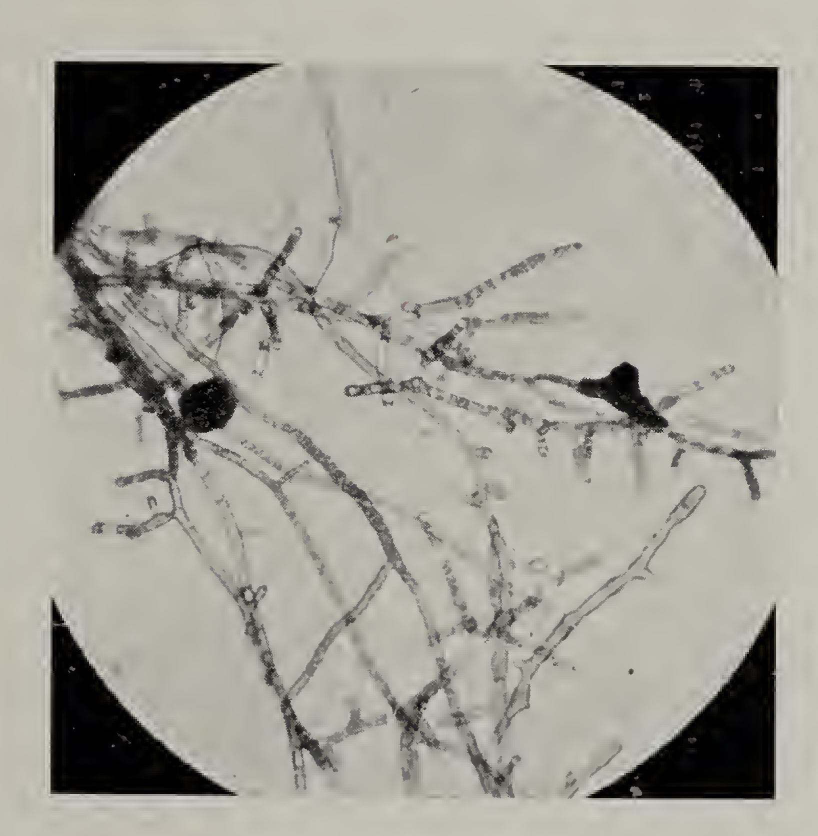


Fig. 4.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

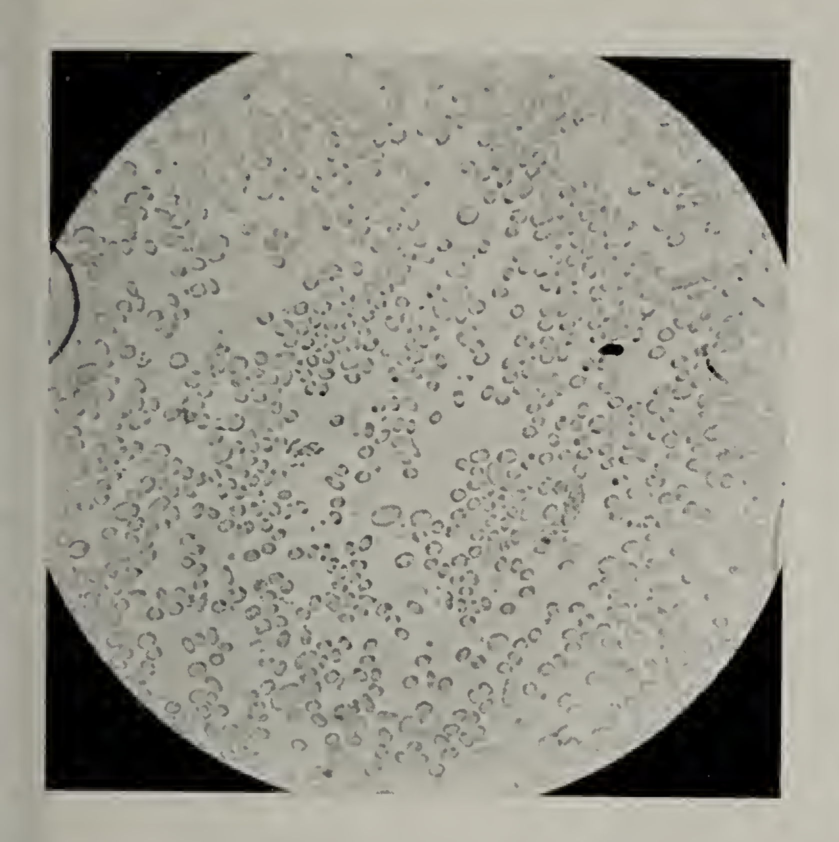


Fig. 1.

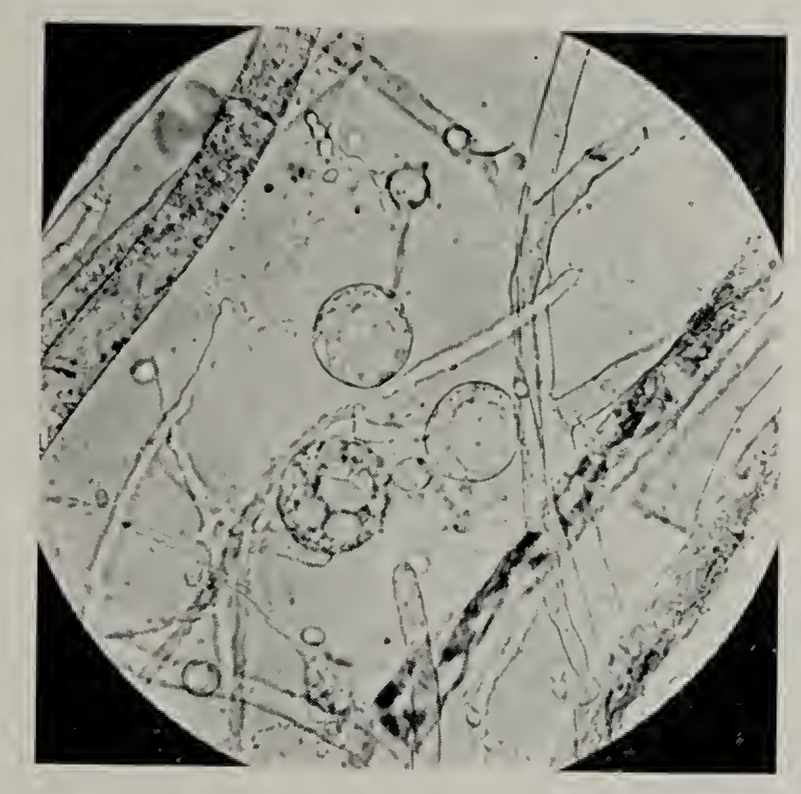


Fig. 2.

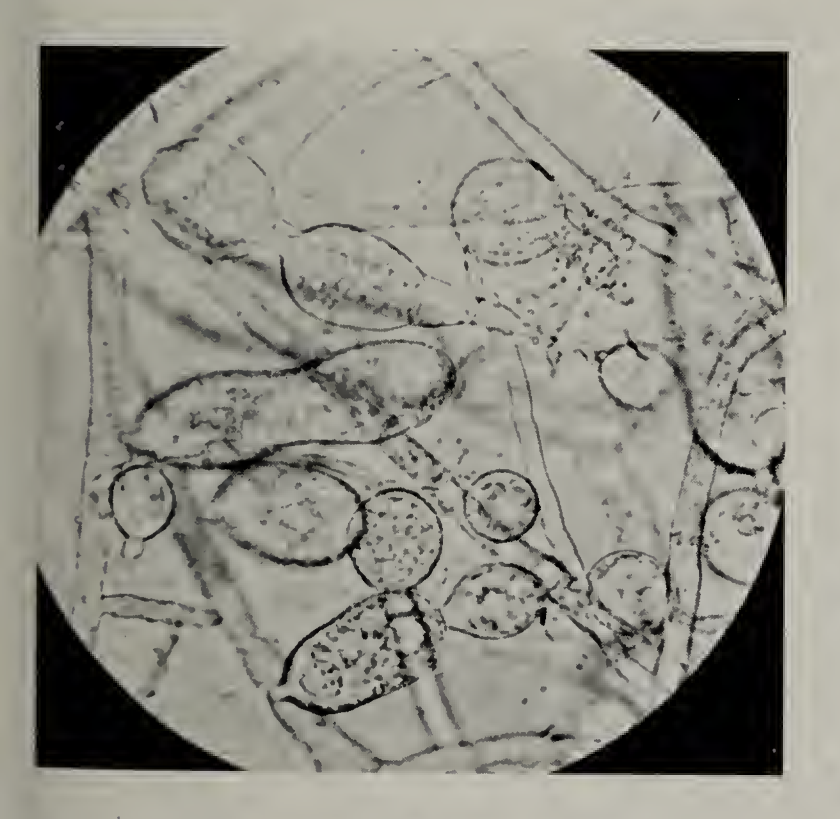


Fig. 3.

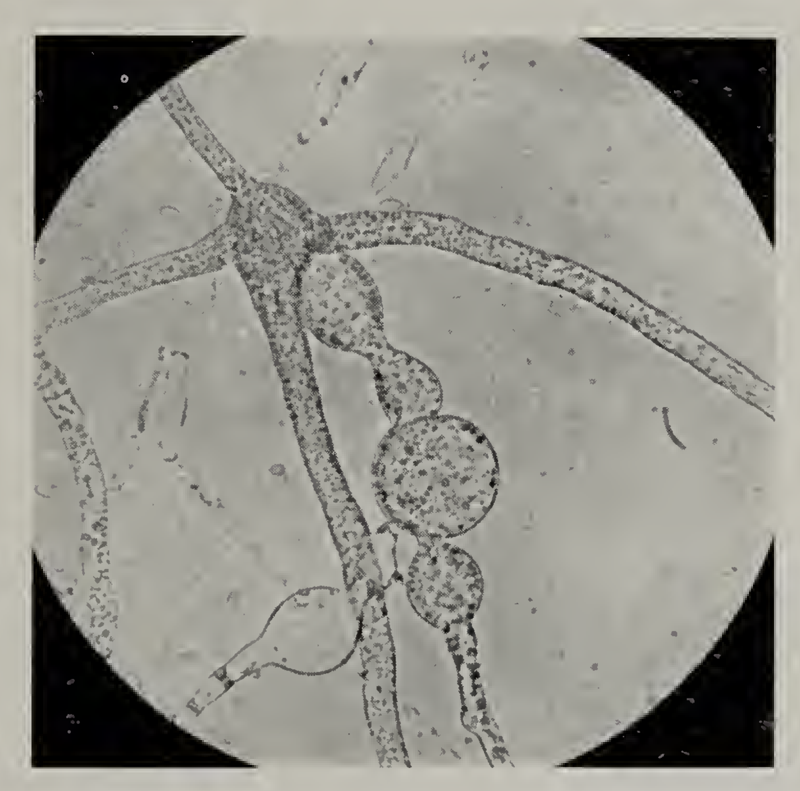


Fig. 4.

8. Einen sichtbar günstigen Erfolg hat die Rhizoidverpilzung nicht, ebensowenig aber verursacht sie irgendwie bedeutenden Schaden.

9. Die Infektion der Rhizoiden erfolgt je nach Umständen vom Boden aus oder vom Stämmchen aus. Letzteres ist bei Lophozia inflata sehr häufig.

10. Die Zellen des Stämmchens, welche vom Pilze infiziert werden, sind immer oberflächlich gelegen.

11. Die Infektion der chlorophyllhaltigen Zellen gelingt nur schwer, die ganze infizierte Zelle wird erst von Hyphen ganz erfüllt, bevor eine Nachbarzelle infiziert wird.

12. Unter anderen Pilzarten, welche in der Provinz Limburg (Niederlande) die Lebermoosrhizoiden bewohnen, befindet sich fast immer eine Mukorart, Mucor rhizophilus n. sp., sehr verwandt mit Mucor racemosus.

13. Diese Art hat wenig verzweigte Sporangienträger, kleine Sporangien mit kugeliger Columella, stark verzweigtes Nährmyzel, eine ausgesprochene Neigung zur Zellwandbildung, bildet leicht Chlamydosporen und oidienartige Conidien.

14. Besonders auffallend sind die zahllosen Riesenzellen, welche in älteren Kulturen leicht entstehen.

15. Die Infektion mit Mucor rhizophilus gelingt, je nach der Jahreszeit und dem Ernährungszustand des Lebermooses, früher oder später, aber immer leicht.

Figurenerklärung zu Tafel XI und XII.

Sämtliche Mikrophotogramme sind bei gleicher Kameralänge (25 cm) nach frischen, ungefärbten Präparaten angefertigt.

Tafel XI (Mucor rhizophilus).

Fig. 1. Keimung der Chlamydosporen. Obj. D, Oc. IV.
Fig. 2. Entwicklung des typischen Myzels aus den dünnen Fäden, die in den Aliculariarhizoiden wachsen. Obj. D, Oc. IV.
Fig. 3. Teile des Nährmyzels. Obj. D, Oc. IV.
Fig. 4. Nährmyzel in Milchzuckergelatine. Dunkle Inkrustationen haben sich an zwei Stellen gebildet. Obj. A, Oc. IV.

Tafel XII (Mucor rhizophilus).

Fig. 1. Sporen. Obj. D, Oc. IV.
Fig. 2. Riesenzellen und einzelne „Oidien". Obj. D, Oc. IV.
Fig. 3. Riesenzellen. Obj. D, Oc. IV.
Fig. 4. Riesenzellen in Milchzuckergelatine. Obj. D, Oc. IV.

Über die selektiv permeabele Hülle des Weizenkornes.

Von **H. Schroeder**, Bonn.

(Mit 4 Abbildungen und 1 Kurve im Text.)

Die vorliegende Arbeit schließt an die Untersuchungen von Adrian J. Brown[1]) an, der fand, daß das Gerstenkorn — wie die Körner einiger anderer Gramineen — umhüllt sei von einer leblosen, selektiv permeabelen Membran, die wohl dem Wasser und einigen darin gelösten Stoffen den Durchtritt gestattet, andere dagegen, obwohl in ihrer Lösung eine Quellung, d. h. Wasseraufnahme stattfindet, dauernd zurückhält. So permeieren aus wässeriger Lösung: Jod, Sublimat, Quecksilbercyanid, Cadmiumjodid, sowie eine größere Anzahl organischer Substanzen, wie Essigsäure, Äthylalkohol, Aldehyd und einige mehr. Nicht einzudringen vermochten die meisten unorganischen Salze, z. B. Kupfersulfat, Silbernitrat, Kaliumchromat, Natriumthiosulfat, Chlornatrium, Chlorkalium, Ammoniumchlorid, K- und Na-Salpeter, Quecksilbersulfat und -nitrat u. a.; ferner Rohrzucker, Dextrose, Weinsäure und essigsaures Natron; von Säuren Schwefel- und Salzsäure. Endlich gehören hierher Stoffe, wie Salpetersäure und Kalilauge, die erst nach der durch ihre Einwirkung verursachten Zerstörung der Membran den Weg ins Korninnere finden. Schließlich wären noch Substanzen anzuführen, deren Lösung die Quellung, verglichen mit reinem Wasser, deprimiert, doch um einen geringeren Betrag, als dies ihre osmotische Konzentration erwarten ließe; dies Verhalten zeigen u. a. Harnstoff Äthylenglykol, Cadmiumchlorid und -sulfat, die in allen erdenklichen Abstufungen wirkten. Es dürfte sich somit bei geeigneter Auswahl von Stoffen eine Reihe aufstellen lassen, beginnend mit solchen, in deren Lösung die Wasseraufnahme mit der gleichen Intensität wie in reinem Wasser verläuft, bis zu solchen, die dieselbe nach Maßgabe ihrer osmotischen Konzentration herabsetzen. Die oben als permeierend und nichtpermeierend bezeichneten Körper wären demnach nur die Endglieder dieser Reihe bzw. deren nächste Nachbarn. Die Entdeckung Brown's ist von hoher Bedeutung für die Physiologie, weil durch sie ein bislang mit dem Leben untrennbar verknüpfter Vorgang in einem Einzelfalle von diesem losgelöst physikalisch-chemischer Forschung

---

1) Annals of Botany 1906, Vol. XXI, pag. 79. — Proceedings of the Royal Society, Series B (Biological) 1909, Vol. LXXXI, pag. 82. — Ferner für Reis: Valeton, Bijdrage tot de kennis van de kieming der Rijst. Academ. Proefschrift, Amsterdam 1907. Zit. nach H. Micheels, Acad. Royale de Belgique. Bull. des classes des sciences 1909, No. 11, pag. 1081.

zugänglich gemacht wird. Vielleicht ist ihre Tragweite eine besonders große um deswillen, weil die leblose, semipermeabele Hülle des Gerstenkornes eine recht weitgehende Übereinstimmung mit dem so intensiv studierten Selektionsvermögen der Plasmamembran besitzt und unter Umständen experimentell prüfbare Analogieschlüsse gestattet. Ich halte es darum für angebracht, meine z. T. länger zurückliegenden Versuche trotz der inzwischen erschienenen zweiten Publikation Brown's kurz mitzuteilen, zumal ich in der Lage bin, in einigen Punkten eine Ergänzung und Erweiterung derselben zu bieten.

Ich benutzte Weizen (Schlanstedter Sommerweizen von Haage und Schmidt in Erfurt) als Versuchsobjekt, da mir dieser wegen des Fehlens der für die fraglichen Prozesse gleichgültigen Spelzen geeigneter als die von Brown bevorzugte Gerste erschien. Meine Methodik bestand, wie bei Brown's zweiter Arbeit, in einer periodischen Wägung der in den verschiedenen Lösungen quellenden Körner und wurde die jeweils gefundene Gewichtszunahme gleich der Wasseraufnahme gesetzt, eine Annahme, die zulässig erscheint[1]. Allerdings ist diese Arbeitsweise für das vergleichende Studium der Wasseraufnahme aus Lösungen mit einem gewissen Fehler behaftet, da die selezierenden Schichten in einem bestimmten Tiefenabstand von der Oberfläche, nämlich in der Samenschale angeordnet sind[2], wovon späterhin noch die Rede sein soll. Es werden daher die äußeren Lagen, also vor allem die Fruchtschale, bei Gerste aber auch die Spelzen, unterschiedslos mit jeder Lösung durchtränkt, einerlei ob dieselbe einen permeierenden Stoff enthält oder einen nichtpermeierenden. Doch erreicht die daraus resultierende Ungenauigkeit keinen Betrag, der die Versuchsresultate zu verwirren vermöchte[3].

In Übereinstimmung mit Brown konnte ich auf diese Weise folgendes feststellen:

1. Lösungen des nichtpermeierenden Chlornatriums deprimieren die Wasseraufnahme nach Maßgabe ihrer Konzentration.

2. Diese Depression ist streng an die Integrität der Kornhülle geknüpft; halbierte Körner zeigen sie nicht, schwächer verletzte — leicht angeschnittene — nur transitorisch. Es geht daraus hervor, daß

---

1) Die gleiche Methodik für analoge Probleme bei Overton. Pflüger's Archiv 1902, Bd. XCII, pag. 115.

2) Brown, l. c. I, pag. 85. 86.

3) Das gleiche gilt für den durch den Einfluß von Körnern mit verletzter Samenschale bewirkten Fehler, dessen Kausalität die oben unter 2 mitgeteilte Tatsache erhellt.

es sich bei der fraglichen Depression nicht um eine Wirkung der gelösten Substanzen auf die Inhaltsstoffe des Kornes handeln kann.

3. Erbsen, denen eine selektiv permeabele Membran im obigen Sinne abgeht, zeigen weder diese Herabsetzung der Wasseraufnahme, noch auch demgemäß einen Unterschied im Verhalten unversehrter und halbierter Körner.

4. Daher ist ein Wechsel der Konzentration der Außenlösung auf Erbsen, gleichgültig ob intakt oder durchschnitten, und ebenso auf halbierte Weizenkörner von keinem oder doch sehr rasch vorübergehendem Einfluß. Unverletzter Weizen hingegen erfährt je nach dem Sinne der Änderung entweder einen Gewichtsverlust oder eine sprunghafte Steigerung desselben.

5. In wässeriger Lösung vermochten nicht zu permeieren: NaF, KCl, NaCl, KNO_3, K_2CO_3, Na_2CO_3, $BaCl_2$, Na_2SO_4, $MgSO_4$, $AgNO_3$ $CoCl_2$, Seignettesalz und Rohrzucker.

6. Permeabel war die Membran für: Sublimat, Jod, Methyl und Äthylalkohol, Äthyläther, Aceton, Acetonitril und Chloroform, alle in Wasser gelöst bzw. damit gemischt. Außerdem Osmiumsäure (OsO_4), was aber mit anderer Methodik festgestellt wurde[1]).

7. Die Gesamtheit der Erscheinungen konnte mit dem gleichen Erfolge an getöteten, d. h. ihrer Keimfähigkeit beraubten Körnern beobachtet werden, und zwar, sofern dieselben zwischen den Einzelversuchen getrocknet wurden zu wiederholten Malen am gleichen Material. Die Tötung erfolgte durch kurzes Kochen, trockene Hitze oder permeierende Gifte, wie Jod oder Sublimat. Der Verlust des Keimungsvermögens wurde jedesmal experimentell festgestellt.

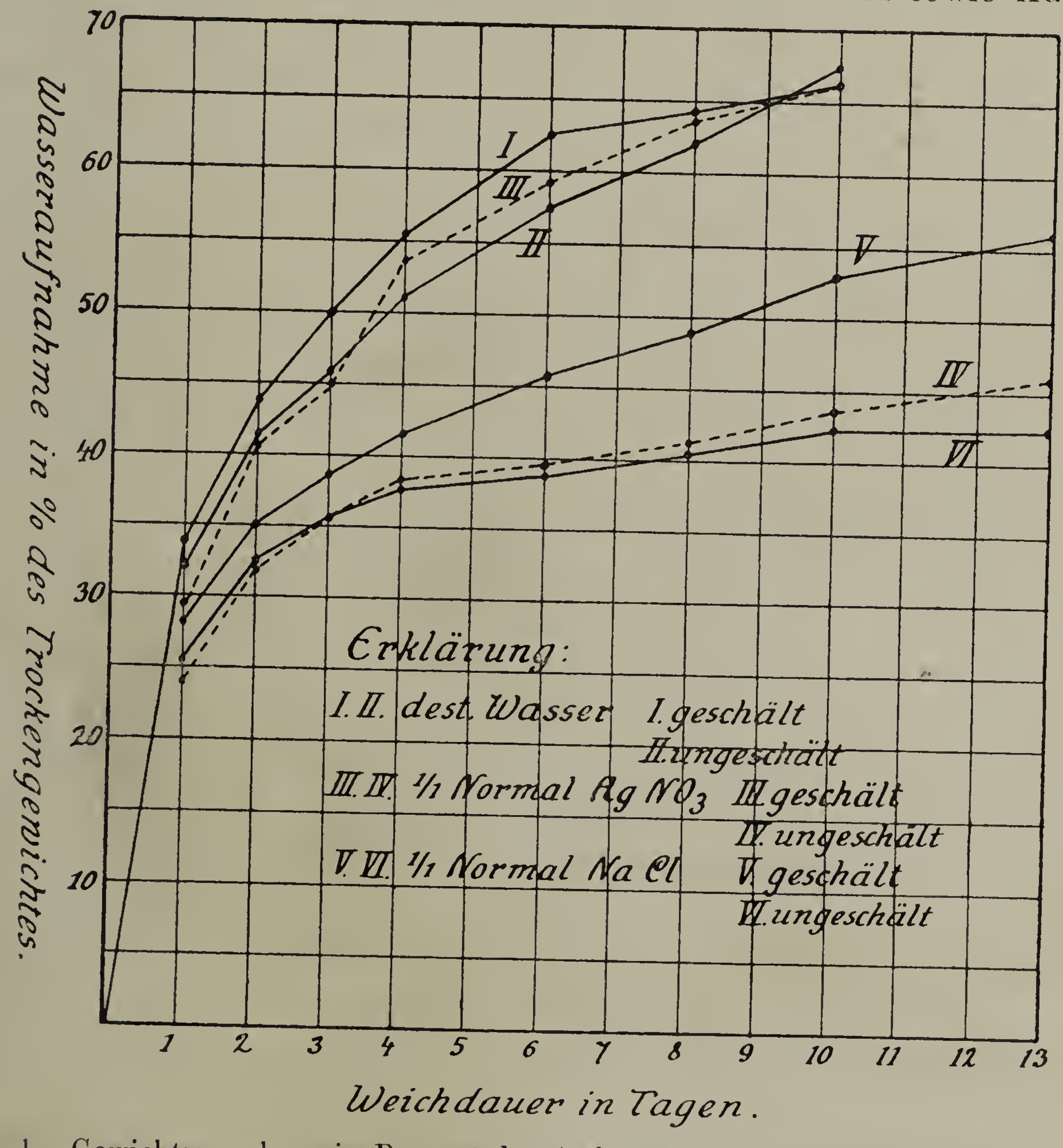
Das Beweismaterial für die ausgesprochenen Behauptungen enthalten die anhangsweise mitgeteilten Tabellen: I, II, III, IIIa, IV, V, VI und VII[2]).

---

1) Vgl. im folgenden pag. 190.

2) Für Phaseolus vulgaris und Lathyrus odoratus hat W. R. Gelston Atkins mit Salpeterlösung das Fehlen der Semipermeabilität der Samenschale festgestellt. (Notes from Botanical-School of Trinity College Dublin, Vol. II, pag. 19.) Streng genommen sind aber weder seine noch meine in den Tabellen I, II und IIIa niedergelegten Versuche absolut beweiskräftig, da ein Eindringen durch den offenen Mikropylenkanal (Mattirolo und Buscalioni, Memorie della R. Accademia delle scienze di Torino 1892, Ser. II, Tome XLII) nicht ausgeschlossen war. Ich schaltete darum die Hilar-Region durch nur partielles Eintauchen der Erbsen völlig aus, wobei ich dieselben in einer unbedeckten Schale in feuchtem Sande fixierte. Es blieb sodann die herausragende Region um die Mikropyle durchaus trocken. Trotzdem erreichte die Gewichtszunahme in 10 % NaCl nach 6 Tagen 90 % des Trocken-

Besonders instruktiv gestaltet sich der folgende Versuch, bei dem ohne direktes Bloßlegen des Stärkeendosperms Frucht- und Samenschale nur über dem Embryo entfernt wurden, eine Manipulation, die am lufttrockenen Korn unschwer sich ausführen läßt und durch die der Keimling in seiner ganzen Ausdehnung bis etwa zum Skutellum freigelegt wird[1]). Nach dieser Behandlung dringt Silbernitrat in ausgesprochenem Gegensatz zum Verhalten des unverletzten Kornes bereits während der ersten 24 Stunden der Berührung ein, wogegen die Aufnahme von Chlornatrium erst am 4. Tage erkennbar wird; so lange vermögen die lebenden Zellen des Embryo den Eintritt desselben zu verhindern. Dies illustrieren die Tabellen VIII und IX sowie Kurve I.



Kurve 1. Gewichtszunahme in Prozent des Anfangsgewichts bei quellendem Weizen.

gewichts, betrug also ungefähr genau ebensoviel wie bei halbierten vollständig eintauchenden Erbsen in dem gleichen Medium (Tab. I). Die Wirkung der Schale gab sich also nur als eine Verzögerung zu erkennen.

1) Vgl. Schumann, Praktikum für morphologische u. systematische Botanik, pag. 410.

Im Einklang mit diesem Ergebnis steht die Tatsache, daß unversehrter Weizen der Einwirkung von Silbernitrat sehr lange zu widerstehen vermag, während, wie oben angegeben, geschälter in kürzester Zeit erliegt[1]).

Wie Brown beim Quellen von Gerste in verdünnter Schwefelsäure eine Konzentrationszunahme der Außenlösung durch Entzug von reinem Wasser von seiten der Körner feststellen konnte, vermochte ich das gleiche für eine Chlornatriumlösung, in der Weizen eingeweicht wurde (Tab. X). Die Übereinstimmung zwischen der gewichtsanalytisch gefundenen und der aus der Titerzunahme berechneten Werte für die Wasseraufnahme war eine befriedigende, wie die Zahlen der gleichen Tabelle lehren. Es ist bei ihrer Betrachtung zu berücksichtigen, daß das erste wie das letzte Intervall nicht zum Vergleich herangezogen werden dürfen, wegen des Einflusses der Fruchtschale[2]) das erste, letzteres, weil der erfolgte Durchbruch der Radicula bei einem großen Teil der Körner die Kontinuität der Hülle zerstört hatte.

Von diesen durch das Studium der Gewichtszunahme gefundenen Gesetzen sind nach zwei Richtungen Abweichungen zu verzeichnen. Zunächst ist das bislang einzigartige Verhalten der Osmiumsäure (Osmiumtetraoxyd) zu erwähnen. Diese dringt, wie die Schwärzung des Inhaltes der Aleuronzellen unzweideutig anzeigt, sehr rasch ins Innere des unversehrten Kornes, trotzdem erleidet die Gewichtszunahme, verglichen mit der in reinem Wasser gefundenen, eine sehr beträchtliche Depression. Es wird diese Verlangsamung der Wasseraufnahme darauf zurückzuführen sein, daß durch die Imprägnation mit Osmiumsäure gewisse Elemente der Schale — gleichgültig welche — für Wasser schwer durchlässig geworden sind. Dafür spricht die Erfahrung, daß diese Retardierung bei einmal mit Osmiumsäure behandelten Körnern auch beim Übertragen in reines Wasser bestehen bleibt; Versetzen in dieses ruft also nicht, wie nach der Vorbehandlung mit z. B. Chlornatrium, eine plötzliche Steigerung des Gewichtes hervor. Ferner geht der quantitative Wert der Osmiumsäuredepression ganz bedeutend über den in isotonen Lösungen nichtpermeierender Stoffe, wie Kochsalz,

1) Keimfähigkeit ungeschälter Körner nach 14stündiger Behandlung mit 5 %, $AgNO_3$ 83 %, geschälter nach der gleichen Behandlung 0 %. Von den 17 % der nicht gekeimten, unbehandelten Körner der ersten Serie $^3/_4$ verletzt, was die deletäre Wirkung erklärt. Die Keimfähigkeit war demnach normal. Näheres in meinem Aufsatz im Zentralblatt für Bakteriologie usw., II. Abteilung, 1910, Bd. XXVIII, pag. 492.

2) Siehe pag. 187.

gefundenen hinaus. Es erhellt daraus, daß nicht, wie bei den oben[1]) nach Brown angeführten Substanzen (Glykokoll usw.), es sich nur um ein langsames Eindringen handeln kann, denn sonst dürfte der Wert der Hemmung niemals den durch einen nichtpermeierenden Stoff gegebenen Grenzwert überschreiten (Tab. XI, XII, XIII).

Weiter verbreitet scheint die umgekehrte Erscheinung, daß nämlich in bestimmten Lösungen die Gewichtszunahme, also die Wasseraufnahme, in rascherem Tempo als in reinem Wasser sich vollzieht. Brown hat dies für Essigsäureäthylester und in schwächerem Maße für Essigsäure selbst beobachtet, doch zeigen wässerige Lösungen von Äthyläther oder Chloroform die beschriebene Eigentümlichkeit in weit höherem Grade. Es handelt sich dabei in erster Linie um eine Beschleunigung der Quellung und gehen demgemäß die in der ersten Zeit sehr ansehnlichen Differenzen zwischen Ätherwasserweiche und der in reinem Wasser allmählich zurück. Immerhin erscheint auch die endgültig aufgenommene Wasserquantität durch den Äther usw. etwas erhöht und konnte bei längerer Berührung mit dem ätherhaltigen Wasser ein Platzen der Einzelkörner bewirkt werden (Tab. VI, XIV). Das Selektionsvermögen der Membran wird dabei in der Regel nicht alteriert[2]), denn die Ätherbeschleunigung ließ sich durch Chlornatriumzusatz kompensieren.

Es ist auch nicht zulässig, die gefundene Steigerung auf Rechnung des rascher als Wasser permeierend gedachten Äthers zu setzen, denn der unter Einfluß desselben gefundene Gewichtsüberschuß kann den absoluten Betrag des in der Außenlösung gebotenen Äthers nicht unbedeutend überschreiten (Tab. XV)[3]).

Andererseits vermögen gerade Äther, Chloroform, wie auch der in Wasser ungehindert permeierende Alkohol in wasserfreiem Zustand die Membran des luft- oder exsiccatortrockenen Kornes nicht oder doch nur ungemein langsam zu durchwandern[4]). Dies läßt sich gewichtsanalytisch nicht verfolgen, da die genannten Stoffe nicht befähigt sind, eine Quellung des Korninhaltes zu bewirken. Wohl aber kann die fragliche Erscheinung an der deletären Wirkung der obigen Giftstoffe

---

1) Siehe pag. 183.

2) Vgl. aber pag. 192.

3) Ob diese Beschleunigung der Wasserzufuhr nicht doch beim Ätherfrühtreiben eine Rolle spielt, wäre einer experimentellen Prüfung wert, obwohl Molisch bei der Warmbadbehandlung eine Zunahme des Wassergehalts nicht fand.

4) Brown, l. c. II, pag. 93. Vgl. auch meine zitierte Abhandlung im Zentralblatt für Bakteriologie, pag. 495.

erkannt werden, wie ich an anderer Stelle ausführlich mitgeteilt habe[1]). Denn Alkohol, Äther und Chloroform sind bei nicht übertrieben langer Einwirkung harmlos für ungeschälte oder selbst des größten Teiles der Fruchtschale beraubte Körner. Sie zerstören aber die Keimfähigkeit sehr rasch bei solchen, deren Embryo auf die oben beschriebene Weise auch von der Samenschale befreit bloßgelegt wurde[2]).

In einem Spezialfalle gelang es jedoch, durch Veränderung in der Zusammensetzung des Außenmediums eine Beeinflussung des Selektionsvermögens zu verursachen. Nämlich dann, wenn Silbernitrat in 50%igem Alkohol dargeboten wurde. Denn alsdann war dies sonst bei tagelanger Berührung nicht permeierende Salz schon nach Ablauf weniger Stunden im Korninnern in unzweideutigster Weise mikrochemisch festzustellen[3]). Ob dieses Permeieren dadurch veranlaßt wird, daß die Herabsetzung der Löslichkeit des Silbernitrates durch den Alkoholzusatz[4]), den Verteilungskoeffizienten zwischen Außenmedium und Membran, derart zugunsten der letzteren verschiebt, daß ein Eindringen dadurch ermöglicht wird, muß ich im Hinblick auf andere Deutungsmöglichkeiten vor der Hand offen lassen[5]). Der Gegenversuch, Sublimat, dessen Löslichkeit in Alkohol-Wassergemischen mit zunehmendem Gehalt an ersterem steigt, durch Alkoholzusatz am Eintreten zu verhindern mißlang.

Es wären demnach für eine zu fordernde physicochemische Erklärung der beschriebenen Erscheinungen die folgenden Punkte gegeben:

1. Müßte eine allen permeierenden, im Gegensatz zu allen nichtpermeierenden Stoffen gemeinsame Eigentümlichkeit aufgedeckt werden.

2. Weiterhin wäre die Erfahrung zu berücksichtigen, daß das Permeieren an einen gewissen Quellungszustand der Membran ge-

---

1) Zentralblatt usw., Bd. XXVIII, pag. 492; vgl. auch Kurzwelly, Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik 1903, Bd. XXXVIII, pag. 291; Bequerel, Annal. des sciences natur. Botan. 1907, Serie XIX, Tome V, pag. 211 u. 300.

2) l. c. pag. 495, 496.

3) Zum Nachweis diente Behandlung der Schnittfläche der getrockneten und dann längshalbierten Körner mit Filtrierpapier, das mit Chlornatriumlösung angefeuchtet war, und nachherige Exposition an der Sonne. Es wurden durch diese auch im folgenden mehrfach angewandte Arbeitsweise Strömungen, die zum Transport von Niederschlagsteilchen hätten führen können, hintangehalten.

4) Silbernitrat ist in Alkohol-Wassergemischen schwerer löslich als in Wasser allein. (Eder, Journal für prakt. Chemie, N. F. Bd. XVII, zit. nach Landolt-Börnstein, Tabellen, 2. Aufl., pag. 255.)

5) Siehe im folgenden pag. 202.

knüpft erscheint, den allein Wasser herzuführen in der Lage ist; oder doch, daß Wasser das Vehikel darstellt, ohne dessen Mitwirkung auch die sonst permeierenden Substanzen nicht einzudringen vermögen.

3. Endlich käme die zunächst vereinzelt dastehende Erscheinung in Frage, daß Alkoholzusatz für das sonst nicht permeierende Silbernitrat die Bedingungen zum Eintritt schafft.

Auch die Beschleunigung der Quellung durch die oben (pag. 191) genannten Stoffe wird wohl in den Eigenschaften ihrer wässerigen Lösung, wie denen der selektiv permeabelen Membran ihre Erklärung finden müssen. Fraglich erscheint es hingegen, ob die gleiche Forderung auch für die retardierende Wirkung der Osmiumsäure zu erheben ist, da in diesem Falle andere, vordem allgemein, d. h. für alle Substanzen ausnahmslos durchlässige Schichten, ohne daß diese allseitige Permeabilität geändert worden wäre, schwerer durchlässig geworden sein können, der Schlüssel für die Wirkung der Osmiumsäure also unter Umständen gar nicht in Eigenschaften der selezierenden Zone zu suchen wäre.

Brown hat ferner die Lösung der Frage nach der Lage der selektiv permeabelen Membran angestrebt. Die Gramineenfrucht stellt bekanntlich eine Karyopse dar; die einzelnen Elemente der Schalen sind speziell für den Weizen von außen nach innen die folgenden[1]):

1. Die Epidermis der Fruchtknotenwand mit Cuticula.
2. Das Parenchym derselben; 4—5 Zellagen, von denen im Wasser nur 2—3 erkennbar sind.
3. Eine Schicht stark getüpfelter Zellen, während des Reifens Chlorophyll führend; beim Weizen ohne Interzellulare lückenlos zusammenschließend.
4. Die innere Epidermis der Fruchtknotenwand, getüpfelte, langgestreckte, schlauchförmige Zellen, durch weite Interzellularräume getrennt.

Es folgt nunmehr als erste Lage der Samenschale

5. das innere Integument, da das äußere schon zeitig während der Reifung resorbiert wird. Es setzt sich aus zwei Zellschichten zusammen, einer äußeren farblosen und einer inneren, die je nach der Varietät mehr oder minder stark rotbraun tingiert erscheint. Daran schließen

1) Nowacki, Untersuchungen über das Reifen des Getreides usw., pag. 20, 21 u. 25. Halle 1870. — Kudelka, Landwirtschaftl. Jahrbücher 1875, Bd. IV, pag. 461. Speziell für Weizen pag. 468. Dort, Tafel V, Abbildungen.

6. die Epidermiszellen des Nucellus mit stark verdickten Wänden und nur undeutlichem Lumen, auf die dann die Kleber- oder Aleuronzellen, also das Endosperm folgt.

Von diesen Schichten geben die üblichen Zellulosereaktionen[1]): Epidermis wie Parenchym der Fruchtknotenwand und die Epidermis des Nucellus[2]). Verholzt[3]) sind die unter 3 und 4 genannten Lagen, die letzteren jedoch nur in geringem Grade.

Die beiden Schichten des inneren Integumentes widerstehen konzentrierter Schwefelsäure[4]) sowie Kalilauge. Die äußere, farblose tingiert sich außerdem mit Alkanna und Sudan III rot, mit Chlorophylllösung grün, mit Osmiumsäure schwarzbraun, mit Chlorzinkjod endlich gelb bis rotbraun. Auch kann die Ceresinreaktion mit ihr erhalten werden. Bei der inneren Lage macht die kräftige Eigenfarbe die Farbreaktionen zumeist unmöglich, nur die Schwärzung durch Osmiumsäure ist noch zuverlässig erkennbar, die Rötung mit Alkanna wohl auch vorhanden, so daß das innere Integument — seine gefärbte Lage mit einem gewissen Vorbehalt — als verkorkt oder kutinisiert anzusprechen wäre.

Brown hat für Gerste unzweifelhaft nachgewiesen, daß das Selektionsvermögen eine Funktion der Samenschale ist[5]). Die Entscheidung der Frage jedoch, um welche Schicht derselben es sich handle, beantwortet er nur mit großer Reserve und unter dem Vorbehalt einer späteren definitiven Lösung dahin, daß die Epidermis des Nucellus[6]) diese Rolle spiele. Dazu veranlaßt ihn vorwiegend die Beobachtung, daß besonnte Schnitte durch Körner, die nach 48stündigem Verweilen in Silbernitrat die gleiche Zeit mit Chlornatrium behandelt waren, eine Schwärzung der äußeren Partien der Samenschale erkennen ließen. Ich kann mich wenigstens für Weizen dieser Auffassung nicht anschließen, denn die Epidermis des Nucellus gibt in typischster Weise die Zellulosereaktionen und löst sich ungemein prompt in konzentrierter

1) Blaufärbungen mit Chlorzinkjod, mit Jod und Schwefelsäure oder Jodchlorkalzium nach Russow.

2) In Kupferoxydammoniak fast momentan bis auf die dünne Mittellamelle gelöst, rascher als die Wandungen der Aleuronzellen.

3) Phloroglucin u. Anilinsulfat. Die Reaktion von Mäule bei den Schlauchzellen undeutlich.

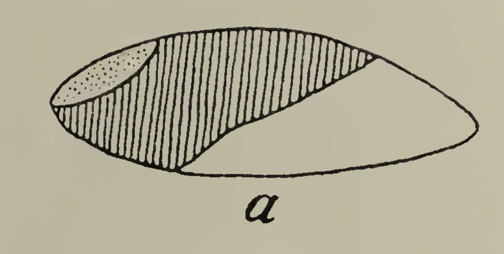
4) Dies Reagens löst die ganze Frucht und Samenschale (sowie die Wände der Aleuronzellen) mit alleiniger Ausnahme des inneren Integumentes und der dünnen Außencuticula des Fruchtknotens.

5) l. c. I, pag. 86.

6) Holzner und Lermer, Beiträge zur Kenntnis der Gerste, pag. 91, 92.

Schwefelsäure, dürfte also kaum für das Nichteindringen dieser Säure verantwortlich zu machen sein. Ich glaube vielmehr, daß das als kutinisiert oder verkorkt erkannte innere Integument als semipermeabele Membran anzusprechen sei, zumal ähnliche Funktionen derart imprägnierten Zellwänden wiederholt zugeschrieben wurden[1]).

Man wird aber noch eine andere Eventualität berücksichtigen müssen, nämlich die, daß diese Schichten absolut — also auch für Wasser — impermeabel sind und daß ein lokalisierter Stoffeintritt statthat. In der Tat läßt sich eine ganze Reihe von Beobachtungen zugunsten dieser Auffassung anführen.



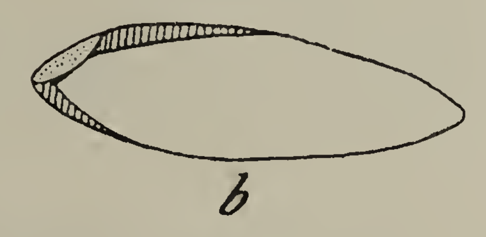


Fig. 1. Weizenkorn nach Einweichen in Jodjodkaliumlösung. *a* Äußerlich; *b* im Längsschnitt, seitlich der Furche. (Die schraffierten Partien blau, Jodstärke).

So färbt sich Weizen in verdünnter Lösung von Jod in Jodkalium zunächst in einer in unmittelbarer Nähe des Embryo gelegenen Zone blau. Von da schreitet die Reaktion kontinuierlich spitzenwärts vor, rascher auf der Rücken- als auf der Bauchseite. Die Erscheinung ist unabhängig von der Konzentration des Jodes ($^1/_{10000}$—$^1/_1$ Normal), nur wächst die Geschwindigkeit des Vorrückens mit steigendem Jodgehalt[2]) (Fig. 1).

Genau auf die gleiche Weise beginnt und verbreitet sich die beim Einbringen der Weizenkörner in wässerige Osmiumsäure auftretende Schwärzung. Charakteristisch ist der Weg dieses Reagens im Inneren der einzelnen Aleuronzelle. Denn es beginnt daselbst die Schwarzfärbung des Inhaltes in jedem Falle am Außenrande und rückt gleichmäßig durch die ganze Breite der Zelle in der Richtung nach dem Korninneren vor. Die nachstehende Fig. 2 läßt dies ohne weiteres erkennen; die Stadien, die dort simultan an nebeneinander gelegenen Zellen dargestellt sind, werden von der Einzelzelle sukzedan durchlaufen. Dabei bleibt aber unverkennbar, daß alle Phasen der Reaktion von den Zellen um so früher durchlaufen werden, je näher dieselben am Embryo gelegen sind.

---

1) Pfeffer, Osmot. Untersuchungen, pag. 144, 179 und Tübinger Untersuchungen, Bd. II, pag. 179.

2) Bei geringen Gaben läßt sich dies äußerlich ohne weiteres erkennen; bei stärkeren ist es notwendig, zunächst die durch das Jod intensiv schwarzbraun gefärbte Fruchtschale zu entfernen. Brown gibt für Gerste allseitiges Eindringen des Jodes an, nur mit Erschwerung in der Furchenregion.

Gleicherweise lassen sich Sublimat und das aus 50 % alkoholischer Lösung permeierende Silbernitrat zuerst in der Umgebung des Embryo feststellen. Da aber in beiden Fällen der Nachweis des eingedrungenen Stoffes nur mit Hilfe von Außenreagentien und an Schnitten geführt werden kann, so sind die Resultate nicht derart scharf wie bei den zuerst angeführten Substanzen [1]).

Endlich konnte ich die Beobachtung Brown's [2]) bestätigen, daß der Farbenumschlag der Aleuronzellen von Hordeum coerulescens beim Eindringen der Salpetersäure in derselben Weise in der Gegend des Keimlings beginnt und von da aus nach der Spitze vorschreitet [3]).

Leider kann die Entscheidung der Kernfrage, ob derartig lokalisiertes oder einseitig vorauseilendes Eindringen auch für den Zutritt des Wassers gilt, nur auf Umwegen angestrebt werden. Und zwar um deswillen, weil die schwer durchlässigen oder undurchlässigen Schichten in einem gewissen Tiefenabstand unter der Oberfläche angeordnet sind. Ein partielles Überstreichen oder ein Wundver-

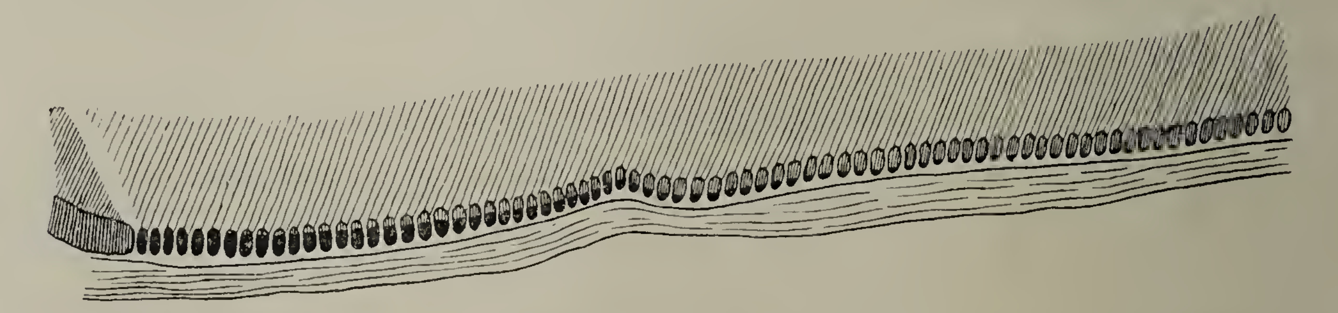


Fig. 2. Längsschnitt durch ein Weizenkorn nach 16stündigem Verweilen in $^1/_2$ % Osmiumsäure.

schluß durch oberflächlich aufgetragene, wasserundurchlässige Medien gewährt daher keinerlei Sicherheit dafür, daß nicht gerade an der vermeintlich geschützten Stelle der Wassereintritt sich vollzieht. Sind doch in der Fruchtschale zwischen dem Überzug und den verkorkten Lagen der Samenschale Flüssigkeitsströmungen sehr wohl denkbar und auch tatsächlich unschwer festzustellen [4]).

1) Sublimat wurde mit Jodkalium oder Ammoniumsulfid, Silbernitrat mit Chlornatrium und darauffolgender Belichtung nachgewiesen; beide Male durch Andrücken der Schnittfläche auf mäßig mit den Reagentien befeuchtetes Filtrierpapier. Siehe pag. 192, Anmerk. 3.

2) l. c. I, pag. 83, Anmerkung.

3) Nach sehr langer Berührung drangen in meinen Versuchen auch Salzsäure und noch langsamer Schwefelsäure ein (Brown, l. c. II, pag. 82, Anmerk.). Beide Säuren bewirkten Farbenumschlag gleichfalls zunächst in der Nachbarschaft des Embryo, mit Fortschreiten von da aus.

4) Taucht man Weizen nur mit der Spitze in Sand (oder Gelatine), der mit Jodkalium durchtränkt ist, so tritt die Blaufärbung, genau ebenso wie beim voll-

Ich durchtränkte, um den Weg des einströmenden Wassers zu verfolgen, halbierte Weizenkörner mit Kobaltchlorür, trocknete sie und beobachtete den nunmehr bei Wasserzutritt erfolgenden Farbenumschlag [2]). Dabei war eine Verletzung der Körner leider unerläßlich, da Kobaltchlorür zu den nichtpermeierenden Körpern gehört. Wurden nun die dergestalt imprägnierten Teilstücke in Wasser gelegt, so zeigten sich charakteristische Unterschiede in ihrem Verhalten, je nachdem, ob es sich um die Kornhälfte mit dem Embryo oder um die Spitzenhälfte handelt.

Bei letzteren — den Spitzenteilen — erfolgte der Farbenumschlag und somit der Wassereintritt nur von der Schnittfläche aus und fand von dieser ausgehend ein ziemlich gleichmäßiges Vorrücken nach der Kornspitze statt, die in etwa 3—4 Stunden, je nach der Größe des Teilstückes, erreicht wurde. Bei den embryoführenden Hälften ließ sich neben der Schnittfläche noch ein zweites um den Keimling gelegenes Ausbreitungszentrum des Wassers erkennen und wanderten somit zwei Ströme, einer von der Wunde und einer vom Embryo her, einander entgegen. Der letztere zeigte, genau wie dies vorstehend für die permeierenden Stoffe beschrieben ist, die größte Geschwindigkeit auf der Rückseite des Kornes (Fig. 3 u. 4), der andere strömte allseits ungefähr gleich rasch. Die beistehenden, mit dem Zeichenprisma hergestellten Figuren sind danach ohne weiteres verständlich.





Fig. 3. Fig. 4.

Mit $CoCl_2$ imprägnierte Teilstücke des Weizenkornes: Fig. 3 Embryohälfte nach $1^1/_4$ stündigem, Fig. 4 Spitzenhälfte nach 2 stündigem Einweichen. (▤ Rot, ⌗ Blau.)

Werden die mit Kobalt imprägnierten Kornhälften statt in Wasser in eine hochkonzentrierte Lösung des nichtpermeierenden Chlornatriums gelegt,

ständigen Benetzen, zuerst in der Region des Embryo ein, also an dem aus der Flüssigkeit in die Luft ragenden Teil. Auch dann, wenn die Oberfläche des Kornes vollkommen trocken blieb und äußerlich keinerlei Anzeichen für ein Hochsaugen erkennbar war. Überstreichen des Keimlings sowie der anliegenden Bezirke mit Fett, Vaseline, Asphaltlack, Paraffin usw. änderte an diesem Ergebnis nichts. Danach sind viele der in der Literatur vorhandenen Angaben für oder gegen lokalisiertes Eindringen, die auf Versuchen basieren, in denen nach der Methode des partiellen Überstreichens mit wasserundurchlässigen Stoffen gearbeitet wurde, als nicht beweiskräftig zu verwerfen. — Auch die Folgerungen von Behrens (Bericht der Versuchsanstalt Augustenburg 1906, pag. 60) erscheinen nicht einwandfrei, da ich den dichten Wundverschluß zum mindesten für fraglich halte. Behrens selbst hat übrigens auf die Möglichkeit dieser Fehlerquelle aufmerksam gemacht (l. c. pag. 64).

2) Die Behandlung mußte wegen des Vorauseilens des Wassers vor dem Salz mehrfach wiederholt werden, um durchaus gefärbte Stücke zu erhalten.

so findet auch bei den Embryohälften die Wasseraufnahme fast ausschließlich von der Schnittfläche aus statt, es tritt demnach das am unversehrten Korn allein in Frage kommende Einströmungszentrum völlig zurück, ganz im Einklang mit den Tab. I mitgeteilten Versuchen.

Ebenso läßt sich gewichtsanalytisch zeigen, daß beim durchschnittenen Korn die Wasseraufnahme in dem den Keimling führenden Teilstück rascher sich vollzieht als in dem Spitzenteil (Tab. XVI). Einweichen in starke Kochsalzlösung bringt auch für diese Methode die Differenz zum Schwinden (Tab. XVII). Es findet eher ein Umschlag ins Gegenteil statt.

Beim unversehrten Weizen eilt gleichfalls die Wasseraufnahme der Embryoseite voraus, wie bei einem nachträglichen Querhalbieren die Wasserbestimmung der sortierten Halbkörner ergibt. In Tab. XVIII ist eine derartige Versuchsserie Eberhart's mitgeteilt[1]). Das gleiche Resultat zeitigte ein eigener Versuch (Tab. XIX), in dem die Zunahme des Wassergehaltes, d. h. der gefundene abzüglich des ursprünglich in den getrennt analysierten Hälften vorhandenen angegeben ist.

Für diese Befunde kommen nach meinem Dafürhalten für das unversehrte Korn, auf das allein die folgenden Ausführungen sich beziehen sollen, im wesentlichen zwei Deutungen in Betracht. Einmal war an lokalisiertes Eindringen am oder um den Keimling zu denken. Es müßte sich, sofern dies zutrifft, das Wasser am schnellsten in den Richtungen parallel zur Kornoberfläche bewegen. Denn andernfalls bliebe es absolut unverständlich, warum nicht die gefundenen quantitativen Differenzen einen weit höheren Betrag erreichen. Vielleicht kämen die zerdrückten Nucellarzellen als Wasserbahnen in Frage; damit wäre zugleich das auffallende Verhalten der eindringenden Osmiumsäure erklärt.

Andererseits könnte ein allseitiger Eintritt erfolgen, der am geschwindesten am Embryo sich vollzöge und dessen Schnelligkeit von da aus kontinuierlich und durchaus gleichmäßig nach der Spitze zu abnähme, und zwar etwas rascher auf der Bauchseite wie auf der Rückenseite. Diese auf den ersten Blick recht kompliziert aussehende Annahme könnte in relativ einfacher Weise durch eine das Korn allerorts nmgebende schwer durchlässige Hülle von ungleicher Mächtigkeit realisiert sein. Die dünnsten Stellen müßten über bzw. am Keimling situiert sein und von da aus müßte ein gleichmäßiges und kontinuierliches Anwachsen ihrer Stärke stattfinden, die an der Spitze am größten wäre, wie dies der zeitliche Verlauf des Wassereintritts anzeigt. Im Gegensatz dazu fordert die zuerst ausgemalte Möglichkeit eine voll-

1) Über das Vorquellen der Samen. Diss., Jena 1905. Dort auch ältere Literatur.

kommen undurchdringliche Umhüllung mit einer oder mehr Durchbruchsstellen in der Nähe des Keimlings. Für den praktischen Erfolg fielen die beiden Eventualitäten zusammen, wenn bei der an zweiter Stelle angeführten die Dickenzunahme der schwer durchdringlichen Haut und damit die Behinderung der Wasseraufnahme dermaßen rasch sich vollzöge, daß für die nach der Spitze zu gelegenen Partien der Wasserbezug von den Teilen in der Nachbarschaft des Embryo geringere Widerstände zu überwinden hätte, wie die direkte Aufnahme von außen durch die Schale.

Eine zwingende Entscheidung zwischen den beiden skizzierten Annahmen erlauben die mitgeteilten Versuche nicht, wenn sie auch in mehrfacher Hinsicht zugunsten der letzteren, allseitiges, aber ungleich rasches Eindringen, sich auswerten lassen.

Die Hoffnung, durch eine anatomische Untersuchung des Kornes weitere Aufklärung zu gewinnen, erwies sich als trügerisch.

Nur einer der vielen in der gedachten Richtung angestellten Versuche ergab ein einigermaßen eindeutiges Resultat. Fixiert man im unbedeckten Gefäße Weizenkörner mit der Spitze in 5—10 $^0/_0$ Gelatine, derart, daß sie nur auf $^1/_3$ bis $^1/_2$ ihrer Länge eintauchen, so zeigt sich, allerdings erst nach Tagen, das Endosperm der Kornspitze eben merklich erweicht. Die übrigen Partien besitzen dagegen noch ungefähr den Härtegrad des lufttrockenen Samens, und die Schale ließ über dem Embryo das übliche gerunzelte Aussehen erkennen. Jede andere Deutung als die einer unmittelbaren Wasseraufnahme von seiten der Spitze erscheint gesucht; und so spricht dieser Versuch für eine allseitige aber ungleich rasche Aufnahme. Er demonstrierte gleicherweise, welchen Schwierigkeiten der Wassereintritt an der Spitze begegnet. Hatten doch in derselben Zeit, in der das Endosperm der mit der Spitze eintauchenden Körner gerade erweichte, umgekehrt also mit der Basis eingeschmolzene Samen, mehrere Zentimeter lange Wurzeln getrieben bei entsprechender Länge des Blattkeims, mithin sehr beträchtliche Mengen Wasser aufgenommen.

Selbst unter diesen Bedingungen, Einschmelzen nur der Spitze in Jodgelatine, konnte aber keine Aufnahme des Jodes an dieser Stelle herbeigeführt werden, sondern unverändert zeigte sich das früher beschriebene Bild, Beginn der Blaufärbung um den Keimling und Ausbreitung von da aus [1]).

Die Folgerungen aus all diesen Versuchen lassen sich bei vorsichtigster Erwägung in folgender Weise formulieren:

Unter normalen Keimungs- bzw. Weichbedingungen erfolgt die Wasseraufnahme des unverletzten Weizenkornes ausschließlich am

1) Siehe Anmerkung pag. 197.

Embryo resp. in dessen unmittelbarer Nachbarschaft. Von da aus verbreitet sich die Feuchtigkeit am raschesten parallel zur Oberfläche in longitudinaler Richtung, viel langsamer erfolgt die Bewegung senkrecht dazu von außen nach den inneren Schichten des Kornes. Doch ist an den übrigen Stellen die Schale nicht unbedingt undurchlässig für Wasser, setzt aber dessen Durchtritt einen solchen Widerstand entgegen, daß die Aufnahme auf dem geschilderten Wege leichter vonstatten geht.

Über die theoretischen Grundlagen der vorstehend mitgeteilten Beobachtungen liegen bereits mehrfach Äußerungen vor. Brown[1]) hat sich dahin ausgesprochen, daß ein Zusammenhang zwischen dem Dissoziationsgrad und der Fähigkeit zu permeieren oder nicht zu permeieren nicht bestehe. Ebensowenig glaubt er die Wirkung auf die Oberflächenspannung oder die Viskosität als Einteilungsprinzip verwenden zu können. Er hält es, ohne in die Betrachtung von Details einzutreten, für das wahrscheinlichste, daß die Art und Weise der Bindung der Moleküle des gelösten Stoffes an die des Wassers über Eintritt oder Nichteintritt entscheide.

Im Anschluß an die zweite Veröffentlichung Brown's hat Armstrong[2]) seine Anschauungen entwickelt, die, in gewissem Sinne weiter ausgeführt, mit den obigen Gedankengängen Brown's übereinstimmen. Denn auch Armstrong macht, wohl im Einklang mit früher von ihm ausgesprochenen theoretischen Auffassungen, die Bindung der Teilchen der gelösten Substanz an Wasser für Eindringen oder Nichteindringen verantwortlich. Stoffe, die Wasser kräftig anziehen und darum in der Lösung wahrscheinlich in Form von Hydraten vorhanden sind, seien nicht permeierend, die übrigen, permeierenden, ziehen Wasser nur in geringem Maße an und sind in der Lösung größtenteils unhydriert. Da die Membran in gleicher Weise hydriert zu denken ist, können die letzteren Substanzen gewissermaßen als indifferente das Imbibitionswasser derselben passieren, wogegen bei den übrigen eine Abstoßung der beiderseitigen Wassersphären eintrete.

Auf umfassender Basis hat J. Traube in letzter Zeit eine Erklärung angestrebt, im Anschluß an die von ihm entwickelte Theorie des Haftdruckes[3]). Es würde zu weit führen, wollte ich auf diesen Begriff des näheren eingehen. Es sei nur bemerkt, daß nach Traube

1) l. c. II, pag. 93.

2) Proceedings Royal Society, Ser. B (Biological), Vol. LXXXI, pag. 94.

3) Biochem. Zeitschrift 1910, Bd. XXIV, pag. 323, speziell pag 329 und Pflüger's Archiv 1910, Bd. CXXXII, pag. 511.

die Lösungsenergie einer Substanz proportional ist der Zahl der gelösten Teile (Kapazitätsfaktor) und dem Druck, welcher dem Anziehungsvermögen des gelösten Stoffes für das Lösungsmittel entspricht[1]). Letzteren für Äquivalent des gelösten Stoffes berechnet, nennt Traube Haftdruck. Es steht in gesetzmäßigen Beziehungen zur Wirkung des gelösten Stoffes auf die Oberflächenspannung des Lösungsmittels, worüber genaueres in den angeführten Publikationen Traube's zu finden ist.

Die Bedingungen für den Eintritt eines Stoffes resultieren nach Traube aus dem Haftdruck desselben in der Außenlösung, der Membran selbst und endlich der Innenflüssigkeit, d. h. der Flüssigkeit auf der Gegenseite der Membran, wobei sonstige in den Lösungen vorhandene Stoffe in entsprechender Weise in Rechnung zu setzen sind. Soweit mir als Nichtfachmann ein Urteil in dieser schwierigen Materie möglich ist, hat der Traube'sche Erklärungsversuch, der eine gewisse Verwandtschaft mit den Anschauungen von Brown und Armstrong besitzt, vieles für sich. Er vermöchte außer dem Permeieren oder Nichtpermeieren auch die Beschleunigung der Quellung durch Äther, Chloroform usw. zu erklären[2]).

Das Nichteindringen der wasserfreien Stoffe, wie Alkohol usw., wird auch auf dem Boden dieser Annahmen mehrfache Deutungen zulassen, entsprechend der komplizierten Struktur der Schale, deren Einfluß sich natürlich auch am toten Korn geltend macht. So könnte man sich leicht vorstellen, daß die Zelluloseschichten, z. B. Fruchtschale oder Nucellarüberrest, die in wässeriger Lösung alle Substanzen ausnahmslos durchlassen, in trockenem, ungequollenem Zustande undurchdringlich seien. Eine derartige Perspektive hat, ohne Beziehung zum vorliegenden Spezialfalle, Traube selbst ausgemalt, indem er ausführt, daß beim System Wasser, Zellulose, Alkohol eine Wanderung des ersteren zum Alkohol stattfand, ein Prozeß, der sich beim Verdünnen des Alkohols mit Wasser umkehrt[3]). Es wäre aber nicht undenkbar, daß die selektiv permeabele Schicht auch in diesem Falle die aus-

1) l. c. II, pag. 512.

2) l. c. II, pag. 533, 534.

3) l. c. I, pag. 327 und II, pag. 535. Die Abnahme des Gewichts lufttrockner Weizenkörner in Alk. absol. wird man nicht mit diesen Verhältnissen allein in Beziehung zu bringen haben, zeigen doch das gleiche Verhalten, einen Gewichtsverlust, halbierte Körner, bei denen nach dem Vorgetragenen die Membranwirkung ausgeschaltet ist. (Für unverletzte Körner enthält meine Arbeit im Zentralblatt f. Bakter. usw., pag. 496, Anmerk., einige Zahlen. Die bei durchschnittenen gefundenen stimmten vollständig mit ihnen überein.)

schlaggebende Rolle spielt. Sie könnte in ungequollenem Zustande — Quellung bewirkt eben nur der Zutritt von Wasser — entweder die fragliche Substanz überhaupt nicht aufnehmen oder im Gegenteil einen derartigen Haftdruck besitzen, daß eine Abgabe an das Innenmedium nicht stattfände.

Endlich läßt sich mit Traube's Ideen die Tatsache, daß Alkoholzusatz das ohne diese nicht permeierende Silbernitrat zum Permeieren veranlaßt, gut erklären, hat er doch derartige Vorgänge als Haftdrucklockerung gefordert. Allerdings liegt wohl gerade hier der Schlüssel für weitere experimentelle Prüfung seiner Theorie, denn es müßte entweder dieser Fall aus seiner Vereinzelung heraustreten oder eine Erklärung für diese Ausnahme gegeben werden [1]).

Ob man ohne die komplizierteren Annahmen Traubes unter alleiniger Berücksichtigung des Teilungskoeffizienten wird auskommen können, um die Kausalität der beschriebenen Erscheinungen in befriedigender Weise zu erklären, läßt sich heute nicht wohl voraussagen, da die vorliegenden experimentellen Daten zu dürftige sind, und namentlich die Frage nach dem Einfluß von Lösungsgenossen erst ganz neuerdings aufgeworfen und experimentell behandelt wurde [2]).

Man wird sich bei allen Deutungsversuchen für die beschriebenen Vorgänge davor hüten müssen, die Schale des Weizenkorns als schlechtweg semipermeabel und einheitlich anzusehen, sondern man wird sich stets vor Augen halten müssen, daß bei eingetretenen Veränderungen der Außenbedingungen ein abweichendes Resultat durch den Eingriff vorher unbeteiligter Lagen der Hülle zustande kommen kann, wie das vorstehend wiederholt angedeutet wurde. Es erscheint diese Warnung gerade im Hinblick darauf, daß nicht Biologen die theoretische Verwertung anstreben, nicht ungerechtfertigt.

Was schließlich die quantitative Seite der Frage anbelangt, so wird man in vielen Fällen eine präzise Übereinstimmung meiner Zahlen mit den berechneten Werten Traube's oder den Befunden Brown's vermissen. Es wäre verfehlt, diesen Mangel gegen die entwickelten Theorien ausbeuten zu wollen. Denn die von mir wie Brown benutzte Methode ist recht wenig genau; bedingt doch, wie oben ausgeführt, die Fruchtschale unter allen Umständen einen gewissen Fehler, der durch die unvermeidlichen verletzten Körner eine Steigerung erfährt.

1) Traube, l. c. II, pag. 529.

2) Spiro, Physikal. Chemie der Zelle, pag. 32 (Oppenheimer's Handbuch der Biochemie, Bd. I, erste Hälfte, pag. 1). Reichel, Biochem. Zeitschrift 1909, Bd. XXII, pag. 149, speziell pag. 156.

Tabelle I.

Gewichtszunahmen von Weizen und Erbsen in Wasser bzw. Chlornatriumlösungen, ausgedrückt in Prozent des Lufttrockengewichts (Anfangsgewicht).

	Erbsen								Weizen									
	Unverletzt				Halbiert				Unverletzt					Halbiert				
NaCl in %	0	5	10	20	0	5	10	20	0	5	10	20	33	0	5	10	20	33
Dauer Tage																		
1	97	69	58½	61	106	86	64	74	30	21	18	13	10½	51½	49	46½	42	33½
2	107	87	82	83	108	92	91	87	40	27½	23½	16	12½	53½	51	49½	56½	45½
3	—	92	89	90	—	92	89	90	45	29	25½	17	12½	55	52½	55½	58	51½
4	—	—	91	—	—	—	95	—	49	—	26½	—	—	56	—	53	—	57
5	—	—	—	—	—	—	—	—	53	—	27½	—	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—	—	—	55½	31½	28½	20	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—	—	—	56	33	29	20	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—	—	—	59	33	29	22½	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	61	33	—	23½	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	62	—	—	24½	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	63	—	—	25½	—	—	—	—	—	—

Tabelle II.

Gewichtszunahme in verschieden konzentrierten Chlornatriumlösungen in Prozent des bei gleichlangem Verweilen in reinem Wasser gefundenen Wertes.

	Erbsen						Weizen					
NaCl in %	5 %		10 %		20 %		5 %		10 %		20 %	
Dauer Tage	Unverletzt	Halbiert	Unverletzt	Halbiert	Unverletzt	Halbiert	Unverletzt	Halbiert	Unverletzt	Halbiert	Unverletzt	Halbiert
1	70½	81	60	61	63	70	69½	94	57	90	43	82
2	81½	85	77	84½	78	81	69	95	56	92	39	105½
3	86	85	83	83	84	84	64½	95½	53½	102	38	103
4	—	—	85	88½	—	—	—	—	50	99½	—	104

Tabelle III.

Gewichtszunahme angeschnittener Weizenkörner in 20 % NaCl (in Prozenten des Trockengewichts).

Dauer in Tagen	1	2	3	4	5
Zunahme	23	32	38	43	46,5

Zum Vergleich können die entsprechenden Zahlen der Tabelle I dienen.

Tabelle III a.

Wechsel der Konzentration der Chlornatriumlösungen (Angaben in Prozent des Lufttrockengewichts).

Dauer Tage		1	2	3		4	5	6	
	Gabe				Übergeführt in				
Erbsen	5 %	69	87	92	20 %	94	97	98	
	20 %	61	83	90	5 %	92	92	92	
Halbierter Weizen	5 %	49	51	52	20 %	56	54	Gewichtsabnahme durch Ausschlämmen aus den erweichten Körnern	
	20 %	42	56½	58	5 %	56	50		
Unversehrter Weizen	5 %	23	28	32	20 %	26½	26	25	in 5 % NaCl 36,2
	20 %	13	15½	19	5 %	29	32	33	34

Tabelle IV.

Unverletzter Weizen in Lösungen von 1/5 Grammformelgewicht in 1 Liter Wasser (Thermostat. 26° C).

	Zunahme in Prozent des Lufttrockengewichts			Zunahme in Prozent des Wertes in reinem Wasser		
Dauer in Stunden	24	48	72	24	48	72
$HgCl_2$	42,2	62	69,8	98,5	115	117,5
Aq. dest.	42,8	53,9	48,5	100	100	100
Rohrzucker . . .	36	45,7	45,9	84,1	84,8	77,2
NaF	37,9	43,8	45,4	88,4	81,2	76,4
KCl	38,2	44,4	45,2	89.2	82,3	76,1
KNO_3	37,7	43,7	44,75	88	81,1	75,3
NaCl	36,9	42,7	44,2	86,1	79,1	74,3
K_2CO_3	37,5	41,8	43,2	87,5	77,5	72,7
Na_2CO_3	37,4	42,3	42,8	87,3	78,5	72
$BaCl_2$	35,7	41,4	42,5	83,3	76,7	71,5
Na_2SO_4	36,5	41,9	42,3	85,2	77,7	71,2

Tabelle V.

Unverletzter Weizen in Lösungen des Grammformelgewichts in 1 Liter. Dauer 36 Stunden. Thermostat. 28° C.

	Aq. dest.	Na_2CO_3	KNO_3	NaF	KCl	NaCl	Na_2SO_4	$BaCl_2$	$MgSO_4$
Zunahme in % des Anfangsgewichts	55,7	32,7	30,7	30	28,7	28,1	26,9	25,8	23,1
Zunahme in % des Wasserwertes	100	58,7	55,1	53,8	51,5	50,5	48,3	46,4	41,5

Tabelle VI.

Unverletzter Weizen in Lösungen des Grammformelgewichts in Liter.

	Zunahme in Prozent des Trockengewichts		Zunahme in Prozent des Wasserwertes		Keimfähigkeit
Weichdauer in Stunden	22	47	22	47	
Äthyläther	60,05	66,75	162	127	0 alle geplatzt
Acetonitril	41,65	53,6	104	104	80 %
Aceton	42,5	51,9	106	101	84 %
Aq. dest.	40,1	51,5	100	100	98 %
Äthylalkohol	40,5	51,2	101	99,4	100 %
Methylalkohol	40,8	49,95	103	97	98 %
Seignettesalz	26,1	29,3	65,1	57	96 %

Tabelle VII.

Halbierte Weizenkörner in Lösungen des Grammformelgewichts in 1 Liter.

	Zunahme in Prozent des Trockengewichts		Zunahme in Prozent des Wasserwertes	
Dauer in Stunden	23	48	23	48
$BaCl_2$	53,8	62,7	104	118,5
KNO_3	55,7	55,4	108	105
Aceton	52,5	53,5	101,5	101
Aq. dest.	51,7	52,9	100	100
NaCl	48,8	51,7	94,5	97,7
Rohrzucker . . .	42,8	48,3	82,9	91,3
$MgSO_4$	41,4	45,6	80,1	86,2

Tabelle VIII.

Gewichtszunahme bei Weizen in Prozent des Lufttrockengewichts (für unversehrte und am Embryo vollständig geschälte Körner s. S. 189).

Dauer in Tagen		1	2	3	4	6	8	10	13
H_2O	geschält	34,1	43,8	50,1	55,6	62,5	64,2	66,3	—
	ungeschält	32,5	41,4	45,8	51.1	57,8	61,9	67,5	—
1/1 N. NaCl	geschält	28,3	35,2	38.9	41,7	45,5	49	53,3	56
	ungeschält	25,6	32,6	35,2	38	39,2	40,5	42,1	42,1
1/1 N. $AgNO_3$	geschält	29,5	40,6	45,4	53,6	59,4	63,6	66,3	—
	ungeschält	24,1	32	35,3	38,6	39,85	41,2	43,5	45,8

Tabelle IX.

Gewichtszunahme der geschälten Körner, ausgedrückt in Prozent der für unversehrte Körner im gleichen Medium gefundenen Werte. (Der gleiche Versuch wie in Tab. VIII.)

Dauer in Tagen	1	2	3	4	6	8	10	13
Wasser	105	106	109	109	108	104	98,2	98,2
1/1 N. NaCl . . .	110	108	111	110	**116**	121	127	134
1/1 N. $AgNO_3$ . .	123	127	128	139	149	154	152	—

Tabelle X.

Titerzunahme einer Chlornatriumlösung durch den Wasserentzug quellenden Weizens.

Dauer in Stunden	Beobachtungs-intervall in Stunden	Gefundene Gewichtszunahme in Gramm	Titerzunahme von 10 ccm	Aus letzterer berechnete Wasseraufnahme
1	1	0,590	0,3	0,290
25	24	1,420	1,6	1,28—1,38
49	24	0,410	0,5	0,38—0,48
121	72	0,440	0,35	0,24—0,34

Tabelle XI.

Gewichtszunahme unverletzten Weizens in Prozent der für reines Wasser gefundenen Zunahme.

Dauer in Tagen	1	2	3
1 % OsO_4	73,5	79	79,3
1/4 % NaCl . . .	98,6	93,7	94,7

Tabelle XII.

Zunahme in Prozent des Trockengewichts.

Dauer in Tagen	1	2	3	4
	in 1 % OsO_4			in Wasser übergeführt
	25,2	34,5	44,6	48,5

Tabelle XIII.

Zunahme wie vorstehend innerhalb von je 24 Stunden in reinem Wasser.

A. mit OsO_4 vorbehandelte Körner: 28,5 % 39 % 45,5 %
B. frische Körner: 42,4 % 50,2 %.

Tabelle XIV.

Zunahme in Ätherwasser (Versuchsdauer 24 Stunden).

	Zunahme in Prozent des Trockengewichts		Zunahme in Prozent des Wasserwertes	
	ganze Körner	Halbkörner	ganze Körner	Halbkörner
Aq. dest.	36,2	53,5	100	100
Ges. Ätherwasser . .	51,1	50,3	141	94

In gesättigtem Chloroformwasser nach 24 Stunden 150 % und nach 48 Stunden 145 % des Wasserwertes.

Tabelle XV.

Gewichtszunahmen absolut.

100 Weizen in ges. Ätherwasser	2,425 g
in Aq. dest. . . .	1,840 g
Differenz	0,585 g

Im ges. Ätherwasser vorhandene Äthermenge (absolut) 0,429 g.

Tabelle XVI a.

Weizen. Gewichtszunahme in Prozent des Trockengewichts. Destilliertes Wasser. (Vor dem Einquellen halbiert.)

Dauer	A Unversehrte Körner	B Embryo-hälften	C Spitzen-hälften	Differenz B—C
3 Stunden	13,9	26,15	22,8	+ 3,35
6 „	19,7	36,3	30,2	+ 6,1
18½ „	30,9	51,5	47,4	+ 4,1
42 „	40,1	55,8	54,9	+ 0,9
3 Tage	45,3	56,1	55,2	+ 0,9
6 „	53,8	—	—	—

Tabelle XVI b (wie oben).

Dauer	A Unversehrte Körner	B Embryo-hälften	C Spitzen-hälften	Differenz B—C
1 Stunden	9,5	15,1	17,5	— 2,4
4 „	15,4	29,2	25,65	+ 3,55
7 „	21,5	37,45	31,2	+ 6,25
10 „	25,2	41,8	34,8	+ 7,0
23 „	33,75	51,7	47,8	+ 3,9
32 „	38	54,3	50,4	+ 3,9
52 „	41,2	Abnahme	53,3	(+ 1)
3 Tage	44,6	—	Abnahme	—
6 „	52	—	—	—

Tabelle XVII (wie vorstehende Tab. XVI).

Nahezu gesättigte Chlornatriumlösung.

Dauer	A	B	C	B—C (wie Tab. XVI)
1 Stunden	3,1	11,8	11,0	0,8
4 „	5,2	17,5	17,3	0,2
7 „	6,3	21,2	23,5	— 2,2
23 „	8,2	32,6	34,7	— 2,1
31 „	9,5	36,5	38	— 1,5
2 Tage	10,4	44,8	45,9	— 1,1
3 „	12,5	53,2	55,95	— 2,75
4 „	12,5	56	58,5	— 2,5

Tabelle XVIII.

Wassergehalt in Prozent nach Eberhart (nachträglich halbiert und analysiert).

Dauer in Tagen	Tricitum polonicum				Gerste	
	20° C.		12° C.		20° C.	
	Embryohälfte	Spitze	Embryohälfte	Spitze	Embryohälfte	Spitze
$^1/_2$	57,64	47,00	46,26	36,02	57,46	35,01
1	**64,67**	**53,37**	53,19	43,49	64,84	50,27
2	75,33	64,32	59,96	50,14	74,62	63,59
3	77,48	70,92	63,68	57,09	81,18	71,33
4	80,74	77,35	**68,71**	**61,60**	**85,93**	**75,65**
5	82,45	78,70	72,92	66,84	86,44	78,73

Tabelle XIX.

Zunahme des Wassergehalts in Prozent. Versuchsdauer $7^1/_2$ Stunden. (Nachträglich halbiert und analysiert.)

	6° C.	17° C.	29° C.
Embryohälften . .	13,4	21,1	26,7
Spitzen	6,1	10,7	17,5
Differenz	7,3	10,4	9,2

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Über die Bedeutung der Periplasmodien.

Von **E. Hannig.**

Einleitung.

Unsere Kenntnis vom Bau und der Entwicklung der Sporenmembranen verdanken wir hauptsächlich den ausgedehnten Untersuchungen Strasburgers (1882, 1889, 1898, 1907). Strasburger hat gezeigt, daß die oberflächlichen Skulpturen der Sporenmembran auf zweierlei Weise zustande kommen können, entweder durch zentrifugales Dickenwachstum einer ursprünglich glatten Haut, des Exospors, oder durch Auflagerung von der Protoplasmamasse her, in welcher die Sporen eingebettet sind. Für den ersteren Fall bieten z. B. die Pollenkörner von Cobaea und Malva typische Beispiele, für die letzteren die äußere Sporenhülle von Marsilia, das sogenannte Perispor. Strasburger (1898, 1907) hat durch mehrfach wiederholte Untersuchungen sichergestellt, daß der Makrospore von Marsilia aus dem umgebenden Tapetenplasma eine Hülle aufgelagert wird, die in ihrem Bau einer einfachen Zellschicht nicht unähnlich ist und somit eine sehr auffallende formative Betätigung des Protoplasmas darstellt. Eine noch merkwürdigere Bildung liegt nach Strasburger's Untersuchung bei den Makro- und Mikrosporen von Azolla vor. Sehr eigenartig ist schließlich auch die äußere Sporenhülle von Equisetum, von der Strasburger angibt, daß sie ebenfalls von dem Tapetenplasmodium abgespalten wird. Strasburger ist bei all seinen Untersuchungen vom Standpunkt des Membranenwachstums ausgegangen. Wenn man nun aber bedenkt, daß die so auffällig gestalteten Perisporien Produkte des Tapetenplasmodiums sind, so erscheint es von Interesse, einmal das Verhalten dieses Plasmodiums in den Vordergrund zu stellen und dessen Entwicklung und Bedeutung genauer zu untersuchen.

Hier kommen vor allem zwei Objekte in Betracht, Equisetum und Azolla. Equisetum deshalb, weil dessen Tapetenplasmodium besonders groß ist und hier die Entwicklung des Plasmodiums sich am besten verfolgen läßt, und außerdem, weil man nach den bisher vorliegenden Untersuchungen noch nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob das Perispor dieser Sporen, mit anderen Worten, die Elateren, tatsächlich von dem Tapetenplasmodium gebildet werden. Auf der anderen Seite Azolla deshalb, weil hier, wenigstens bei den Mikrosporen, kein

eigentliches Perispor vorliegt, sondern große schaumartige Massen, in die jedesmal mehrere Sporen eingebettet sind.

Außer den beiden von Strasburger aufgestellten Typen der Sporenhautbildung ist ein dritter von Leitgeb, Treub u. a. geschildert worden. Danach soll die äußerste Sporenhaut weder von den Sporenprotoplasten noch von dem Tapetenplasmodium herrühren, sondern von der Membran der „Spezialzelle“ (Strasburger 1907), in der sich die Sporen bilden, abgespalten und auf die Sporen aufgelagert werden. Es gäbe also, wenn letztere Auffassung begründet wäre, drei Arten der Sporenmembranbildung, die alle drei zu sehr ähnlichen Gestaltungen der Sporenhaut führen können.

Andererseits ist bekannt, daß sehr viele Sporenpflanzen Tapeten besitzen und ein Plasmodium bilden, obgleich dieses sich nicht direkt an dem komplizierten Aufbau der Sporenmembranen beteiligt; oder die Tapeten werden überhaupt nicht aufgelöst und die Membranen der Sporen trotzdem weitgehend differenziert.

Wenn man die Bedeutung des Tapetenplasmodiums, das wir im folgenden als Periplasmodium bezeichnen wollen, allgemein feststellen will, so ist eine vergleichende Untersuchung aller Sporenpflanzen bezüglich der Verhältnisse bei der Bildung der Sporenmembranen unerläßlich.

Unsere Untersuchungen über die Bedeutung des Periplasmodiums werden also zuerst eingehend Equisetum, dann Azolla behandeln und schließlich eine vergleichende Darstellung für das gesamte Pflanzenreich liefern.

I.

Die Bildung des Perispors bei Equisetum.

(Mit Tafel XIII und 7 Abbildungen im Text.)

Es ist schon lange bekannt, daß in manchen Fällen die Sporen während ihrer Entwicklung in eine „schleimige körnige Flüssigkeit“ (Mohl bei Lycopodium 1833, pag. 70) eingebettet sind. Diese Flüssigkeit erkannte Mettenius (1846) bei Salvinia als „Bildungsstoff“, was damals mit Protoplasma gleichbedeutend war, und fand auch Zellkerne darin, faßte aber sowohl ihren Ursprung als ihre Bedeutung falsch auf[1]).

---

1) Er glaubte, daß sich um die Kerne herum die Sporenmutterzellen bilden, daß bei der Isolierung der Makrosporen der „Bildungsstoff“ aufgebraucht werde, und daß dann während der Verdickung der Makrosporenmembran von neuem eine solche Einbettungssubstanz von den Makrosporen sezerniert werde.

Ihre Herkunft stellte Hofmeister (1851, pag. 98) bei Equisetum fest, indem er beobachtete, daß sie durch „Verflüssigung“ der Zellen entstehe, welche an die Sporenmutterzellen angrenzen (Tapetenzellen). Hofmeister erkannte auch die allgemeine Bedeutung dieses Vorganges und betonte, daß derselbe in analoger Weise bei der Pollenbildung der Phanerogamen und Abietineen wiederkehre. Auch Sanio (1856, pag. 194) behandelt das Periplasmodium in den Equisetum-Sporangien als etwas Bekanntes und Nebensächliches, spricht ihm aber eine Rolle bei der Ernährung zu: „Da hier keine andere Nahrung zu Gebote steht als einerseits die im Sporensack enthaltene Flüssigkeit, andererseits der von der Sporenmembran umschlossene Inhalt . . . . . .“ Besondere Aufmerksamkeit hat erst Fischer von Waldheim bei der Untersuchung der Farnsporangien dieser Substanz geschenkt. Von ihm stammt die Bezeichnung „Epiplasma“, er hat somit gegenüber dem unbestimmten Ausdruck „Sporangiumflüssigkeit“ die protoplasmatische Natur dieser Substanz ein für allemal betont. Aber trotz der Angaben Hofmeister's, daß bei Equisetum dieses „Epiplasma“ durch Verflüssigung der Sporangienwandzellen entsteht, konnte er sich über die Natur des „Epiplasmas“ bei den Farnen nicht klar werden, besonders war ihm unverständlich, woher die Zellkerne in dem „Epiplasma“ kämen. Er fand, daß sich in dem „Epiplasma“ Kohlehydrate (Stärke) anhäufen, daß es während der Sporenanlage an Volumen zunimmt, sich im weiteren Verlauf der Entwicklung verdünnt und zuletzt verschwindet und schloß daraus, wie Sanio, daß es zur Ernährung der Sporen verbraucht wird. Einen neuen Gesichtspunkt deutete später Russow (1871, pag. 34) in seiner „Histologie und Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht von Marsilia“ an, wo er aussprach. „daß die Hülle der Makrosporen wahrscheinlich dadurch gebildet wird, daß die protoplasmareichste Substanz des „Epiplasma“ (welches er „eine protoplasmareiche Flüssigkeit“ nennt) sich in ihr ansammelt“.

Erst durch die Arbeiten von Strasburger (1882, 1898) wurde die Wichtigkeit der Periplasmodien voll erkannt und deren direkte Beteiligung an der Bildung des Perispors z. B. von Marsilia und Azolla völlig sichergestellt. Bei Pilularia und Salvinia spielt, wie später Heinricher und Meunier zeigten, das Periplasma eine ähnliche Rolle. Ob aber auch bei Equisetum das Periplasma die Perisporien aufbaut, ließ sich aus den bisherigen Untersuchungen nicht mit Gewißheit entnehmen. Strasburger gibt an (1882, pag. 120), daß die Sporenprotoplasten sich nach ihrer Isolierung mit einer zarten Haut umgeben, die sich bald braun färbt und die Anlage des Exospors darstellt, und schreibt dann

weiter: „Hierauf läßt sich an der hyalinen Kugel, in Kontakt mit der umgebenden Plasmamasse, ein Häutchen erkennen, das aus aneinandergereihten Körnchen (Mikrosomen) zu bestehen scheint. Es ist das ein ebensolches Häutchen, wie wir es bei Cucurbita während der Bildung der ersten zelleigenen Membranen zu beobachten Gelegenheit hatten. Auch hier wird dieses Häutchen leicht von dem umgebenden Plasma durch das Messer abgelöst. Mittelstufen lehren, daß es sich um die mit einer Schicht Mikrosomen beladene Hautschicht des umgebenden Protoplasmas handelt. Dieses Häutchen färbt sich mit Chlorzinkjod gelb[1]), die aus demselben hervorgegangene Membran blau."

Es fehlt uns in diesen Ausführungen der strenge Beweis dafür, daß das Mikrosomenhäutchen tatsächlich aus dem Periplasma hervorgegangen ist und nicht etwa samt den Gallertschichten und der Mittelhaut als Differenzierung aus der Außenschicht des Exospors entsteht.

Leitgeb hat denn auch (1884, pag. 68) auf Grund seiner Untersuchungen an Lebermoosen noch eine andere Entstehungsweise für möglich gehalten. Er glaubte, daß die Elaterenhaut als Abspaltung der Spezialmutterzellen zu betrachten sei. Campbell dagegen schreibt (1905, pag. 478), allerdings auch ohne selbst besondere Untersuchungen angestellt zu haben: „Das äußere Perinium scheint unzweifelhaft durch die Wirkung des kernführenden Protoplasmas, in welches die junge Spore eingebettet ist, gebildet zu sein."

Nun zeigen die Elateren von Equisetum nicht nur eine komplizierte Struktur, sondern auch polare Anordnung. Wenn die Elaterenbildung vom Exospor ausginge, wäre eine polare Anordnung leicht zu verstehen. Denn die Sporen bilden sich in Tetraden und zeigen häufig an den Stellen, an denen sie mit den Schwesterzellen in Berührung standen, eine dreistrahlige Leiste. Das Exospor weist somit in diesen Fällen eine leicht erklärbare Polarität auf, die zugleich eine Polarität der Elaterenhaut verständlich machen würde. Ist aber die Elaterenhaut ein Produkt des Perispors, dann werden die Verhältnisse viel komplizierter; denn dann muß entweder das Periplasmodium selbst die Polarität im im Bau der Elaterenhaut direkt bewirken oder die Polarität muß durch die Sporenprotoplasten in der Hautschicht des Periplasmodiums bestimmt werden. Von diesem Gesichtspunkte aus erschien es daher besonders erwünscht, die Entstehung der Elaterenhaut nochmals eingehend zu ver-

1) Hier liegt offenbar eine Verwechslung mit der Mittelhaut vor, denn die Elaterenschicht färbt sich zu keiner Zeit mit Chlorzinkjod gelb, und ein Irrtum ist deshalb sehr leicht möglich, weil auch die Mittelhaut „an der Peripherie einer hyalinen Kugel" entsteht.

folgen und dabei im Hinblick auf die eventuelle aktive Rolle des Periplasmodiums die ganze Entwicklung dieser Protoplasmamasse im Auge zu behalten.

1. Untersuchungsmethode.

Es ist von vornherein klar, daß bei solchen Untersuchungen das Arbeiten mit fixiertem Material allein nicht zum Ziel führen konnte, sondern daß auf die Bearbeitung lebenden Materials das Hauptgewicht gelegt werden mußte. Da an den Sporen von Equisetum Gallertschichten vorhanden sind, die in gewissen Entwicklungsstadien in Wasser sehr stark aufquellen, wurden die jungen Sporen immer zuerst in der „Flüssigkeit des Sporangiums", d. h. in dem Periplasma, untersucht und diese Präparate mit solchen, die in Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung (0,75 %) lagen, verglichen. Die Untersuchung lebenden Materials war aber nur für die Entwicklung der Sporenhäute möglich, für die Entwicklung des Periplasmas führte sie wegen der Kleinheit der Zelle und der Durchsichtigkeit des Plasmas zu keinem Resultat. Es mußten deshalb auch Mikrotompräparate untersucht werden, die meistens mit Chromesssigsäure, zum Teil mit 1 %igem Sublimat oder 70 %igem Alkohol fixiert und stets mit Hämotoxylin Dealefield gefärbt waren. Ein Teil der Schnittserien wurde ungefärbt gelassen, um die Möglichkeit zu haben, jederzeit an Mikrotomschnitten auch mikrochemische Reaktionen vorzunehmen[1]).

Das Hauptuntersuchungsobjekt war Equisetum limosum, daneben dienten zum Vergleich Equisetum palustre und E. hiemale. Wesentliche Differenzen ergaben sich bei den drei Arten nicht.

2. Entwicklung des Periplasmodiums.

Die Tapetenzellen.

Die Entwicklung der Tapetenzellen wurde ausführlich verfolgt, weil es wünschenswert schien, festzustellen, wie weit diese Zellen ihrem Ursprung nach miteinander übereinstimmen. Für die Bedeutung der Periplasmodiumbildung ist es offenbar nicht gleichgültig, ob die fusionierenden Zellen gleichartige Schwesterzellen darstellen oder ob sie vor der Verschmelzung schon mehr oder weniger differenzierte Zellen verschiedener Herkunft sind.

Der Beginn der Tapetenzellbildung läßt sich fast bis zum Auftreten des Archesporiums zurückverfolgen. In der jungen Spor-

1) Herrn Dr. M. Mücke, der einen großen Teil dieser Präparate angefertigt hat, danke ich auch an dieser Stelle für seine freundliche Unterstützung.

angienanlage entsteht dieses aus einer hypodermalen Zelle, deren Umriß man selbst dann noch leicht erkennen kann, wenn schon zahlreiche Teilungen in ihr aufgetreten sind. Meine Beobachtungen stimmen hierin mit denen Goebels überein (Goebel 1880, pag. 551), während nach Bower (1894, pag. 497) noch andere Zellen an der Bildung des sporogenen Gewebes beteiligt sein sollen. Es ist wahrscheinlich, daß sich die Archespormutterzelle, wie Bower angibt, auf eine Oberflächenzelle zurückführen läßt; denn an jungen Sporangiumanlagen, in denen auch das Archespor noch nicht vorhanden ist, findet man überall in den Oberflächenzellen perikline Teilungen. Ebensolchen Teilungen der Epidermiszellen verdankt die Tapete ihre Entstehung. Da das Archespor auch an der Seite des Sporangiumstieles von Tapetenzellen abgegrenzt ist, kann die Tapete nicht nur von der Epidermis, sondern muß z. T. auch von dem unter dem Archespor liegenden Parenchymgewebe abstammen. Ob, wie Goebel angibt (Entwicklungsgeschichte, pag. 384), auch die Archesporzellen selbst beteiligt sind, läßt sich schwer entscheiden, da die Archesporzellen in unregelmäßig gestaltete Tochterzellen zerfallen, die Größe ihrer Querschnittsbilder also keinen Aufschluß geben kann und andere Anhaltspunkte für die Zuwanderung solcher Tochterzellen zu der Tapete nicht vorhanden sind. Übrigens hebt Goebel (Bot. Ztg. 1881, S.-A., pag. 11) hervor, daß die Herkunft der Tapetenzellen phylogenetisch von geringer Bedeutung ist, da bei Biota und in anderen Fällen die Tapetenzellen z. T. vom Archespor, z. T. von der Sporangiumwand gebildet werden.

Die allerersten Tapetenzellen sind leicht zu erkennen, weil das Archespor als Ganzes sich deutlich von dem umgebenden Gewebe abhebt und die Tapete eben von den Zellen dargestellt wird, die zwischen Archespor und Epidermis liegen (Taf. XIII, Fig. 1). Im Laufe der weiteren Entwicklung läßt sich aber eine Zeitlang (besonders bei E. limosum und E. hiemale) eine scharfe Grenze weder zwischen dem Archespor und der Tapete, noch zwischen Tapete und Sporangiumwand ziehen. Zwar haben die typischen Tapetenzellen große runde Kerne und plasmareiche, annähernd isodiametrische Zellen, die Sporangiumwand dagegen plattgedrückte Zellen, kleine längliche Kerne und wenig Plasma; aber beide Zellformen gehen ganz allmählich ineinander über. Auf der anderen Seite sind die innersten Archesporzellen verhältnismäßig sehr groß, die peripheren aber oft ebenso klein wie die größten Tapetenzellen. Auch Goebel führt an (1880, pag. 552), daß die Tapeten „bei Equisetum keine so scharfe Ausbildung finden, wie bei Botrychium, wo sie durch Form- und (chlorophyllhaltigen) Plasmainhalt sich deutlich

hervorheben", und ebenso weisen Bower (1894, pag. 497) und Campbell (1905, pag. 474) darauf hin, daß es kaum möglich ist, in den ersten Entwicklungsstadien eine scharfe Grenze zwischen Archesporium und Tapete zu ziehen, weil kein scharfer Unterschied zwischen den Zellinhalten beider Zellformen ausgebildet ist.

Bei weiterer Ausbildung heben sich die Tapetenzellen von den Archesporzellen wieder ab, weil bei jenen die Kerne stärker, das Plasma dagegen weniger stark Farbstoff speichert. In noch älteren Stadien werden die sporogenen Zellen sehr viel größer als die Tapeten und kontrahieren sich infolge ihres großen Wassergehaltes beim Fixieren sehr stark, so daß das sporenbildende Gewebe von den Tapetenzellen weit abgesetzt ist.

Die Unregelmäßigkeit im Aussehen des jungen Tapetengewebes läßt also keinen Schluß darüber zu, ob die einzelnen Tapetenzellen, wie das Goebel z. B. für Biota angegeben hat, verschiedenen Ursprungs sind oder nicht. Man könnte aus ihr höchstens folgern, daß die Differenzierung in der ganzen Sporangiumanlage zur Zeit der Tapetenzellbildung noch nicht weit vorgeschritten ist. Bei anderen Sporangien, deren Archespor und Tapeten deutlich voneinander verschieden sind, beteiligen sich denn auch, wie wir noch sehen werden, die angrenzenden Gewebe nicht an der Tapetenbildung.

Vermehrung der Tapetenzellen.

Wenn die Differenzierung im Sporangium so weit vorgeschritten ist, daß die Archesporzellen ihre definitive Größe erreicht haben, aber noch ein zusammenhängendes Gewebe mit abgeflachten Seitenwänden bilden, dann sind bei Equisetum hiemale sämtliche übrigen Zellen des Sporangiums bis auf die Epidermis zu typischen Tapetenzellen umgewandelt, die Sporangienwand ist also nur noch einschichtig. Später, wenn die Archesporzellen anfangen sich voneinander zu trennen, das ganze Sporangium bedeutend größer geworden ist und die Epidermiszellen in die Länge gestreckt sind, ist an vielen Stellen die Sporangiumwand infolge perikliner Teilungen der Epidermis wieder mehrschichtig. Die Zellen, die jetzt unter der Epidermis liegen und von ihr abstammen, sind stark in die Länge gezogen, haben langgestreckte Kerne und sind oft zerdrückt und teilweise entleert. Diese zerdrückten Zellen werden übrigens bald resorbiert, und zwar noch zu einer Zeit, in der das Tapetenplasmodien vollkräftig ist. Die Absorption muß von dem Plasmodium vorgenommen werden, das allein in direkte Berührung mit diesen Zellen tritt; diese Wandzellen dienen also jedenfalls zur Ernäh-

rung des Plasmodiums. Ich habe im Gegensatz zu Campbell, der angibt (1905, pag. 475) und abbildet, daß Reste der inneren Sporangiumwand noch im reifen Sporangium übrig seien (bei welcher Equisetumart ist nicht gesagt) bei E. hiemale niemals mehr Zellreste unter der verdickten Epidermis gefunden; bei Equisetum limosum bleiben die inneren Zellschichten länger erhalten wie bei hiemale, sind aber in dem reifen Sporangium ebenfalls ganz verschwunden.

Bildung des Plasmodiums.

Da die Tapete bei Equisetum mehrschichtig ist und die Tapetenzellen verhältnismäßig groß sind, kann man die Periplasmodiumbildung besonders gut verfolgen. Der ganze Vorgang läßt erkennen, daß es sich nicht etwa um einen Zerfall oder um eine Degeneration der Tapetenzellen handelt, sondern um eine entschiedene Lebensäußerung, die ebenso als normaler Lebensvorgang zu betrachten ist, wie irgend eine andere Differenzierung eines embryonalen Gewebekomplexes. Es darf bei der Beurteilung des Vorganges der Periplasmodiumbildung nicht beirren, daß das Periplasmodium schließlich nahezu vollständig resorbiert wird. Das findet auch sonst sehr häufig statt (Endosperm, Nucellus usw.), ohne daß man deshalb solche Gewebe als Degenerationsprodukte bezeichnen könnte.

Verfolgt man die Bildung des Periplasmodiums, dann ergibt sich, daß die Verschmelzung der Tapetenzellen nicht überall zur selben Zeit stattfindet, sondern an zahlreichen, beliebig nebeneinander liegenden Zellen gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten anfängt. Entweder beginnen zuerst nur zwei Zellen miteinander zu verschmelzen, und eine oder jede von diesen beiden fängt dann an, mit einer anderen Nachbarzelle zu fusionieren, oder die Fusion ergreift gleich mehrere Zellen auf einmal. Auf jeden Fall entstehen zuerst Nester von Fusionszellen (Taf. XIII, Fig. 2*a* u. 6), die ganz verschieden groß sind und dann wieder an verschiedenen Stellen miteinander in Verbindung treten, bis schließlich die ganze Masse der Tapetenzellen zu einem einheitlichen Individuum zusammengeflossen ist (Taf. XIII, Fig. 3).

Der Beginn der Fusion ist daran zu erkennen, daß die trennenden Zellwände unsichtbar werden. Die Protoplasmakörper bleiben dann aber noch eine Zeitlang isoliert und stehen an den fixierten Präparaten infolge der Kontraktion durch die Wasserentziehung weit voneinander ab. Offenbar lösen sich die Zellwände nicht in ihrer ganzen Breite auf einmal auf, sondern die Resorption beginnt an einer beliebigen Stelle der Scheidewand, von der aus sie fortschreitet. An den zuerst

durchbrochenen Wandstellen fließen die Plasmainhalte zusammen und bilden einen schmalen Isthmus, der mit dem weiteren völligen Fallen der Trennungswand sich verbreitert (Taf. XIII, Fig. 2*a*). Fusionierende Zellen, die während des Fusionsvorganges fixiert sind, hängen daher teilweise zusammen, teilweise klaffen sie weit auseinander. Die fusionierten Zellen zeichnen sich von den noch selbständigen Tapetenzellen einerseits dadurch aus, daß ihr Plasma etwas stärker Farbstoff speichert, andererseits dadurch, daß die Kerne eine unregelmäßigere Gestalt aufweisen. Der gesamte Prozeß der Plasmaverschmelzung geht offenbar nicht sehr schnell vor sich, denn man findet in ein und demselben Präparat meist alle Entwicklungsstadien vor.

Die Auflösung der Membranen wird wohl durch ein Enzym bewirkt, das sich in den Protoplasten der Tapetenzellen befindet. Dieses Enzym muß entweder zur Zeit der Fusion auftreten oder wenigstens zu dieser Zeit wirksam werden, so daß man annehmen kann, daß das Wirksamwerden des Enzyms in Abhängigkeit von dem Entwicklungszustand des Sporangiums oder, genauer gesagt, des Archesporiums steht.

Bei der Fusion werden aber nicht nur die Zellwände gelöst, es müssen auch die Hautschichten der Tapetenprotoplasten verschwinden, und zwar vollständig bei den im Innern der Tapetenschicht gelegenen Zellen, wenigstens teilweise bei den peripherischen. Bei letzteren müssen dann die nicht gelösten Oberflächenstücke der ganzen Periplasmamasse wieder zu einer einzigen Hautschicht verschmelzen.

Fragmentation der Plasmodiumkerne.

Eine merkwürdige Erscheinung zieht die Fusion der Tapetenprotoplasten nach sich, die schon erwähnte amitotische Teilung der Plasmodiumkerne.

Es fällt schon bei flüchtiger Betrachtung eines fertigen Tapetenplasmodiums auf, daß eine sehr große Anzahl von Kernen um den Archesporkörper dicht gedrängt beisammenliegt (Taf. XIII, Fig. 3), während zur Zeit der Verschmelzung die Kerne viel spärlicher waren, so daß der Gedanke nahe liegt, daß in dem Plasmodium eine Vermehrung der Kerne stattfindet.

In den noch ruhenden Tapetenzellen sind die Kerne groß, kugelig (nur in den länglichen Zellen oder am Rande zuweilen langgestreckt) und besitzen ein dichtes Kerngerüst mit zahlreichen splitterförmigen Fadenanschwellungen und einem mittelgroßen Nukleolus. Das Aussehen der Kerne ändert sich beim Eintreten der Plasmodiumbildung kaum. Sie behalten ihre Größe bei, höchstens wird ihr Kernfadengerüst ein

wenig lockerer. Wenn die Plasmodiumbildung aber im Gang ist, findet man die charakteristischen Fragmentationsbilder, wie sie von Tradescantia (Zimmermann 1896, pag. 76, Fig. 41), vom Embryosackwandbelag von Vicia Faba (ebenda, pag. 77, Fig. 42), aus den Chara-Internodien (Strasburger 1908) usw. bekannt sind. Derartige Kernbilder von Equisetum sind auf Taf. XIII, Fig. 6 abgebildet. Es geht aus ihnen unzweifelhaft hervor, daß sich die Teilkerne hier weit auseinander ziehen können. Es würde sich danach hier um eine Distraktionsamitose (Diaspase, Wasiliewski 1903, pag. 401) handeln. Andere Bilder dagegen, wie Fig. 26, erinnern an die Teilungen, die Wasiliewski Dissektionsamitosen genannt hat (l. c. pag. 402). Da Němec (1903) diese Erscheinungen als Kernverschmelzungen zu deuten versucht hat, schien es wünschenswert, die Vermehrung der Kerne durch Zählung sicherzustellen. Wenn sich bei der Zählung eine Vermehrung der Kerne herausstellte, so bliebe trotzdem noch die Möglichkeit offen, daß diese „Diatmesen" Fusionen sind, aber wahrscheinlicher ist es dann, daß es sich bei diesen Fällen ebenfalls um Amitose handelt.

Beim Zählen der Plasmodiumkerne von zwei jüngeren Sporangien mit noch getrennten Tapetenzellen wurden auf Serienschnitten 1226 bzw. 997 in älteren, mit fertig ausgebildeten Plasmodien 3071 bzw. 3218 Kerne gezählt. Natürlich sind die Fehlerquellen bei diesen Zählungen verhältnismäßig groß; denn einmal dürften die Sporangien im allgemeinen nicht direkt miteinander vergleichbar sein, dann sind in jüngeren Stadien die Wand- und Tapetenkerne nicht immer sicher voneinander zu unterscheiden, während später eine Verwechslung fast ausgeschlossen ist, und schließlich werden viele Kerne durchgeschnitten und kommen daher auf zwei aufeinander folgenden Schnitten zum Vorschein, ohne daß man das immer mit Sicherheit erkennen kann. Nichtsdestoweniger geben die Zahlen eine bestimmte Antwort auf die gestellte Frage; denn der Unterschied in der Anzahl der Kerne in den beiden Entwicklungsstadien ist so groß, daß er nur als Kernvermehrung gedeutet werden kann.

In den fusionierten Tapetenzellen findet also eine Vermehrung der Kerne durch Fragmentation statt. Das ist für uns deshalb von großer Wichtigkeit, weil es ein untrügliches Zeichen dafür ist, daß das Periplasmodium ein lebender Protoplast und nicht etwa eine tote Eiweißmasse ist.

Als ein weiteres Anzeichen dafür könnte man auch die Umlagerungen in dem Protoplasma ansehen, auf die man aus den langgestreckten Verbindungsfäden zwischen den Kernfragmenten schließen

muß. Diese Bilder deuten allerdings auf eine starke Bewegung innerhalb der Protoplasten hin; aber diese kann auch z. T. passiv sein und dadurch zustande kommen, daß die Sporenmutterzellen auseinanderweichen und das Protoplasma nun in die Lücken eingedrängt wird.

Zerklüftung des Archesporiums.

Das weitere Verhalten des Periplasmodiums wird zunächst durch die Vorgänge im Archesporium bedingt.

Das Archesporium bildet ursprünglich eine geschlossene, rundliche Zellmasse. Bei der ungleichmäßigen, nach allen Richtungen hin erfolgenden Vermehrung der Archesporzellen springen bald hier, bald da einzelne Zellgruppen vor, und es entsteht ein morgensternartig gestaltetes homogenes Gewebe, dessen Unebenheiten auf der Oberfläche aber stets durch die Tapetenzellen ausgefüllt sind. Wenn das Tapetenplasmodium fertig ausgebildet ist, beginnen die Zellen des Archesporiums von außen her sich voneinander zu lösen, ein Vorgang, der zuerst zu einer Zerklüftung, später zu einer völligen Isolierung der sporogenen Zellen führt (Taf. XIII, Fig. 2). Die Zerklüftung geht so vor sich, daß das Archesporium sich zuerst in größere Gruppen von Archesporzellen teilt, und diese erst später in einzelne Zellen auseinanderfallen. Die Membranen des Archesporiums, die anfangs als scharfe, feine Linien zwischen den kontrahierten Zellinhalten sichtbar sind, geben keine Zellulosereaktion (mit Chlorzinkjod), färben sich dagegen in Jodkalium gelblich und zerfallen in H_2SO_4 conc. + JJK unter Gelbfärbung, bestehen also wahrscheinlich aus einem eiweißartigen Körper. Sie werden bei der Zerklüftung der Archesporzellen allmählich aufgelöst, indem sie zuerst ein unregelmäßiges Aussehen bekommen, dann zähflüssig werden (so daß sie sich an lebenden Präparaten zu Fäden ausziehen lassen), sich bis auf ein spinnwebenartiges System feiner Fäden auflösen und schließlich ganz verschwinden. Sobald die Sporenmutterzellen infolge der Auflösung der Membranen aus dem Verband getreten sind, runden sie sich ab. Sie liegen dann als membranlose, aber selbständige, scharf abgegrenzte Plasmakörper inmitten des Tapetenplasmodiums (Taf. XIII, Fig. 3).

Einwanderung des Plasmodiums zwischen die Archesporzellen.

Das Eindringen des Plasmodiums in das sporogene Gewebe geschieht vom Rande her, wo ja ursprünglich die Tapetenzellen liegen, und schreitet in dem Maße vorwärts, als die Archespor- und später die Sporenzellen sich voneinander trennen (Taf. XIII, Fig. 3 u. 4). Zuerst dringt es nur zwischen Gruppen von Sporenmutterzellen, dann umgibt

es die einzelnen getrennten Sporenmutterzellen (Taf. XIII, Fig. 3 u. 4) und nach dem Zerfallen dieser in die eigentlichen Sporen dringt es auch hier weiter, bis die Sporen annähernd gleichmäßig in das Periplasma eingebettet erscheinen (Taf. XIII, Fig. 5). Dabei wandert, wenn irgendwo Platz in den Sporenzellen frei wird, zuerst das Plasma ein, während die Tapetenkerne noch dicht gedrängt an der Wand des Sporangiums liegen (Taf. XIII, Fig. 3). Erst später folgen auch die Kerne nach. Ein Schnitt durch ein Sporangium in diesem Stadium sieht sehr auffallend aus. Das ganze Sporangium ist angefüllt mit einer gleichmäßig schaumigen Plasmamasse, die in den fixierten Präparaten auffallend wenig kontrahiert erscheinen, und in dieser Masse liegen dicht beieinander, aber ziemlich unregelmäßig verteilt eine große Menge Sporenzellen und Plasmodiumkerne (Taf. XIII, Fig. 5).

Die Einwanderung des Periplasmodiums zwischen die Archesporzellen und weiterhin zwischen die Sporen ist für uns von besonderer Wichtigkeit. Man kann aus dieser Plasmaverschiebung einerseits auf eine aktive Bewegung des Protoplasmas schließen, andererseits ist sie ein Anzeichen dafür, daß das Protoplasma der verschiedenen Tapetenzellen nach der Verschmelzung zu dem Periplasmodium durcheinander kommt. Zuerst erfolgt von dem hohlkugelförmigen Plasmodium aus eine zentripetale Bewegung, später, wenn sich die Sporen gleichmäßig in dem Plasmodium verteilen, werden die einzelnen Plasmapartien nach allen Richtungen hin durcheinandergemischt. Die Tatsache, daß an den fixierten Bildern während des Eindringens auch eine Änderung der „Schaumstruktur" stattfindet, läßt erkennen, daß auch in der intimeren Struktur des Periplasmas Umlagerungen stattfinden, welche die vorhin erwähnte grobe Mischung noch bedeutend verstärken.

Das Plasmodium selbst besteht zur Zeit der Fusion aus dichtem, schaumartigem Cytoplasma, dessen Fäden als feinflockige Netzlinien erscheinen, die besonders dicht und gleichmäßig an der Grenze von Plasmodium und Archespor ausgebildet sind, dagegen nach der Sporangiumwand zu verschieden große Vakuolen und unregelmäßige Schaumstruktur bilden (Taf. XIII, Fig. 4). Die Farbstoffspeicherung ist in diesem Stadium etwas intensiver wie später. Wenn das Plasmodium zwischen die Sporen eingedrungen ist, sind die Alveolen größer geworden, die Wände weniger körnig und die Struktur überall gleichmäßig.

Zerfall der Plasmodiumkerne und Auflösung des Plasmodiums.

Der allmähliche Zerfall der Kerne des Plasmodiums geht auf folgende Weise vor sich. Während der Fusion waren die Tapetenkerne mittel-

groß, speicherten Hämatoxylin ziemlich stark und hatten ein dichtes, körnig erscheinendes Fadengerüst. Die Archesporzellen standen in diesem Stadium noch miteinander in Verbindung. Später, wenn die Archesporzellen auseinanderweichen, sind die Periplasmakerne fast um ein Drittel größer, das Kerngerüst etwas weniger dicht geworden. Je weiter die Trennung der Sporen fortschreitet, desto unregelmäßiger wird die Gestalt der Kerne; kleine, große, langgestrekte, elliptische liegen durcheinander. Die Kerne werden dann immer „leerer", sehen aus wie Blasen, die von einzelnen Fäden durchzogen sind, an denen zerstreute, kugelig oder flockige Anschwellungen aufgereiht sind. Dieser Zustand findet sich nicht in bestimmten Stadien der Sporenentwicklung, sondern bald früher, bald später, meistens aber innerhalb eines Sporangiums überall gleichzeitig. Zur Zeit der Sporenentwicklung, wenn das Plasmodium selbst grobmaschiger geworden ist, zeigen die Kerne deutliche Spuren des Verfalls, während sie bis dahin in fixiertem Zustande noch glatte Oberflächen besaßen, sind jetzt die fixierten Kerne höckerig geworden. Das feinflockige und enge Fadengerüst hat sich in zähflüssig aussehende Stränge umgewandelt, die um einen anscheinend dünnflüssigen, wenig oder nicht färbbaren Kerninhalt ein grobmaschiges Gerüstwerk bilden. Dieses Gerüst erscheint zäher als die Kernwand, zieht sich beim Fixieren weniger zusammen und bedingt dadurch das höckerige Aussehen der Kerne. Die Kernmasse sowie das Netzwerk des Plasmodiums werden immer größer, so daß sich die höckerigen Kerne oft nur noch durch ihre stärkere Färbbarkeit von dem Plasmodiumschaum abheben. Das schaumig-vakuolige Aussehen der Plasmodiumkerne darf noch nicht als Zeichen des Zerfalls betrachtet werden; denn die Sporenkerne sehen in diesem Stadium ganz ähnlich aus wie die Tapetenkerne und sind z. T. ebenfalls höckerig geschrumpft, z. T. allerdings glattkugelig geblieben. Außerdem findet man bei fixierten Sporenmutterzellen zuweilen noch stärkere Schrumpfung der Kernmembran bei im übrigen tadelloser Fixierung des Plasmas. Je weiter die Ausbildung der Sporen fortschreitet, je größer diese werden, und je mehr sie den Innenraum des Sporangiums erfüllen, desto mehr schwindet das Periplasma. Zuletzt stößt Spore an Spore und das Periplasma findet sich nur noch in dünnen Lagen in den Zwickeln zwischen den Sporenkugeln. Es erscheint jetzt als flockige Masse, nicht mehr als schaumiges Netzwerk. Die Plasmodiumkerne sind allmählich so zusammengeschrumpft, daß sie nur noch dunkle unregelmäßig zerdrückte Klumpen bilden, bis sie zuletzt ebenfalls in flockig körnigem Zustand zwischen die Sporen eingeklemmt sind.

Das Plasmodium ist nun die ganze Zeit vor seiner Auflösung lebhaft aktiv tätig. Es vermehrt sich stark durch Wachstum, nimmt also Nährstoffe von außen her auf und übermittelt sie wahrscheinlich den Sporen durch deren kutinisierte, aber noch wachsende Membran. Das folgt daraus, daß die Sporen sich während der Elaterenentwicklung vergrößern und schließlich Reservestoffe aufspeichern. Dasselbe geschieht vorübergehend im Periplasmodium. In dessen anfangs homogener Grundmasse treten zuerst Mikrosomen, dann zahlreiche eigenartig gestaltete Stärkekörnchen auf. Die Körnchen sind scheibenförmig, stäbchenartig, meist aber scherbenförmig oder sattelartig gebogen und von sehr verschiedener Größe (Textfig. 5, pag. 233) und färben sich mit Jod schmutzigviolett bis schwarzblau. Mit der Reife der Sporen verschwinden diese Einschlüsse des Periplasmodiums allmählich.

Zuletzt werden, wie hier gleich vorweg genommen sein soll, auch die Tapetenkerne samt den spärlichen Resten des Periplasmas resorbiert. In dem reifen Sporangium sind auch die letzten Spuren dieser Protoplasten verschwunden.

3. Bildung der Spezialzellen.

Auf die Kernteilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen soll hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, daß nach Vollendung der Tetradenteilung die vier Tochterzellen (Spezialzellen) noch eine Zeitlang in der bekannten Form einer dreiseitigen Pyramide auf gewölbter Basis liegen bleiben, sich dann voneinander trennen, um sich schließlich als kugelige Zellen in dem Periplasma zu zerstreuen.

Ehe wir das Verhalten der Membran der Spezialzellen, welches den Ausgangspunkt für die histologische Entwicklung der Sporenmembran und damit für unser Problem der Entstehung des Perispors bildet, näher beschreiben, soll der Bau der reifen Sporenmembran geschildert werden. Wir müssen das deshalb in aller Ausführlichkeit tun, weil wir nur so einen Einblick in die komplizierte formative Tätigkeit des Periplasmodiums bekommen können.

4. Die Membran der reifen Sporen.

Alle früheren Beobachter sind darin einig, daß an der reifen Spore mindestens drei getrennte Häute ausgebildet sind. Diese sind von außen nach innen fortschreitend: 1. die elaterenbildende Haut, das Perispor; 2. die Mittelhaut (Strasburger) und 3. das Exospor (Sachs). Einige Autoren, Hofmeister (1863, pag. 289), Sanio (1856, pag. 195), Sachs (1874, pag. 400) und Leitgeb (1884, pag. 67), geben

noch ein viertes innerstes Häutchen an, das als Endospor (Sachs l. c., 400) zu bezeichnen wäre.

Das Perispor oder vielmehr die Elateren sind am eingehendsten von Sanio (1856 u. 1857) beschrieben worden. Sanio gibt an (1856, pag. 194), daß die Elateren aus einem breiten mittleren Band bestehen, das sich mit Chlorzinkjod violett färbt und aus zwei schmalen „Fasern“, welche das Mittelband beiderseits begleiten, sich aber mit Chlorzinkjod nicht färben und auch in H_2SO_4 nicht lösen. Das Mittelband zeigt außerdem besonders schön bei E. hiemale schräg verlaufende Streifung, die sich an den spatelförmig verbreiterten Enden der Elateren strahlig auseinander ziehen und die auch Pringsheim (1853, pag. 213) erwähnt und abgebildet hat. Außerdem will Sanio durch Zerren und Quetschen eine künstliche Spaltung der Elateren in eine innere und äußere Schicht erreicht haben, doch handelt es sich hier offenbar, wie unten noch gezeigt werden soll, um ein Versehen. Von der feineren Struktur der Elateren erwähnt Strasburger nichts, bestätigt aber die Differenzierung in einen breiten inneren und schmalen äußeren Randstreifen (1882, pag. 122), während Campbell schreibt, daß die Außenseite der Elateren kutikularisiert wird.

Über die sogenannte Mittelhaut (Strasburger 1882, pag. 121) sind die vorliegenden Angaben am unklarsten. Sanio bezeichnet diese Haut als „äußere, sich schichtweise ablösende gallertige Haut“ (1856, pag. 181), Hofmeister schreibt (1863, pag. 284) „wird dem frischen Präparat Wasser zugesetzt, so schwillt die äußere lockere Schicht beträchtlich auf, so daß sie die unverändert bleibende innere als dicke Hülle aus fast flüssiger Gallerte umgibt . . . Chlorzinkjod färbt die aufquellende Schicht in ihrer ganzen Masse blaßblau . . . bei den im Alkohol liegenden Zellen wird die äußere Schicht der Haut von Chlorzinkjod blaßgelb gefärbt. Zusatz von Wasser ruft die blaue Färbung hervor“. Strasburger (1882, pag. 121) gibt an, daß die Mittelhaut sich von der darunter liegenden Membran (dem Exospor) abhebt; „der Vorgang des Abhebens wird jedenfalls durch eine Quellung der betr. Schicht veranlaßt und entspricht dem Abheben der Flügel an Koniferenpollen. Es tritt auch hier Flüssigkeit zwischen die beiden Schichten ein. Die Mittelhaut färbt sich in Chlorzinkjod und ist in H_2SO_4 unlöslich“. Diese Abhebung der Mittelhaut hat auch Sanio gesehen (1856, Taf. 6. Fig. 28), aber wie es scheint als eine besondere Spaltung der Exospore betrachtet (1856, pag. 195). Leitgeb (1884, pag. 68) nennt die Mittelhaut kutikularisiert. Daraus geht hervor, daß er unter Mittelhaut ebenso wie Strasburger nicht die Gallertschicht, sondern nur

das dünne Häutchen versteht, das bei Quellung der Gallerte sichtbar wird. Campbell dagegen gibt wieder an, daß die Mittelhaut in Wasser aufquillt und sich von der Spore abhebt (1905, pag. 479). Wir werden im weiteren unter Mittelhaut nur das dünne ablösbare Häutchen, nicht die Gallertschicht verstehen.

Die dritte Haut von außen gerechnet ist die dickste und widerstandsfähigste (kutinisierte) Hülle der Spore. Sie ist jedenfalls eine sporeneigene Membran und zwar die zuerst gebildete und muß deshalb als Exospor bezeichnet werden (Leitgeb 1884, pag. 5 und 6). Von diesem Exospor berichtet Sanio, daß es sich in zwei Schichten spalten lasse. Aber auch hier liegt offenbar eine Verwechslung vor, denn Fig. 28 l. c. läßt deutlich erkennen, daß die scheinbare Spaltung nichts anderes ist, als die Abhebung der Mittelhaut. Von den übrigen Autoren wird das Exospor als homogene derbe kutisierte Membran beschrieben und nur Sachs (1874, pag. 400) fügt noch hinzu, daß sie körnige Struktur besitze.

Eine vierte innerste Haut hat Strasburger nicht finden können (1882, pag. 122). Sanio hat eine solche auch nicht gesehen, denn was Leitgeb in der Beschreibung Sanio's als vierte Hülle auffaßt, ist, wie schon hervorgehoben, das eigentliche Exospor. Dagegen hat Hofmeister (1863, pag. 289) „nach Quetschung der völlig reifen, verstäubten Sporen“ eine vierte Membran gefunden, die „nur nach außen hin scharf begrenzt ist, nach innen allmählich in eine Schicht halbfester Gallerte übergeht. Zu einer beiderseits glatten festen Haut wird sie erst während der Keimung“. Leitgeb hat später (1884, pag. 67) diese Membran „schon vor dem Verstäuben aus dem Sporangium“ sichtbar machen können, indem er die Sporen zerdrückte und den Inhalt zum Herausquellen brachte. An der Inhaltskugel läßt sich dann nach Zusatz von Kali oder ohne vorausgegangene Kalibehandlung „eine ungemein zarte, stellenweise faltig abgehobene Haut auf das unzweifelhafteste erkennen und mit Chlorzinkiod unter starker Quellung blau färben“. Wegen der Zellulosereaktion und der nachträglichen Entstehung bezeichnet Leitgeb dieses Häutchen als Intine bzw. Endospor. Campbell erwähnt von einer solchen vierten Hülle nichts.

Aus den folgenden Untersuchungen hat sich ergeben, daß alle außerhalb des Exospors liegenden Häute selbständige Bildungen sind, die dem Exospor von dem Periplasma aufgelagert werden. Im ganzen sind sechs Sporenhäute vorhanden. Von dem Exospor nach außen fortschreitend zunächst eine Gallertschicht (innere Gallertschicht), dann die „Mittelhaut“ (Strasburger), dann eine zweite Gallertschicht

(äußere Gallertschicht), zu äußerst die Elaterenschicht und schließlich innerhalb des Exospors wahrscheinlich als späteste Bildung das Endospor. Es würde keinen Zweck haben, alle diese Schichten mit besonderen Namen zu belegen, denn sobald derartige Häute bei einer anderen Pflanze in anderer Anzahl auftreten, würden die Namen unbrauchbar werden. Es wird deshalb das beste sein, in Anlehnung an die Bezeichnung Strasburger's alle Häute, „die den Membranen eines gegebenen Protoplasten von einer anderen Plasmamasse aufgesetzt werden" (1907, pag. 181 u. 1882, pag. 135) als Perisporien zu bezeichnen. Die Perisporien können in mehrere Lamellen differenziert sein. Sie wären dann als differenzierte Perisporien zu bezeichnen. Bei Equisetum handelt es sich aber durchgehends um selbständige Sporenhäute, weshalb es nötig erscheint, derartige Perisporien als zusammengesetzte Perisporien zu bezeichnen. Zu den Bestandteilen des zusammengesetzten Perispors zählen in diesem Fall auch die Gallertschichten zwischen Mittelhaut und Elaterenschicht, obwohl diese in der reifen Spore nicht mehr nachzuweisen sind.

Die Sporenmembran der Equiseten besteht also aus folgenden selbständigen Häuten:

1. Perispor, welches zerfällt in
   a) die Elaterenschicht,
   b) äußere Gallertschicht,
   c) die Mittelhaut,
   d) die innere Gallertschicht.
2. Exospor.
3. Endospor.

Über den Bau dieser Häute braucht zu dem Gesagten nur noch weniges hinzugefügt zu werden.

Es ist unmöglich an der unversehrten kugeligen Spore den Bau der Membran ohne Zuhilfenahme von Reagenzien festzustellen, denn bei jeder geringsten Verschiebung des Tubus ändert sich das Bild der Membranlinie; es läßt sich nicht sagen, ob gewisse feine konzentrische Konturen auf Lichtbrechungserscheinungen beruhen, oder ob sie von Membranlamellen herrühen, und es ist ferner auch unmöglich, ein sicheres Kriterium für genau äquatoriale Einstellung zu finden. Am besten läßt sich die Struktur an geplatzten und entleerten oder an eingefalteten Sporen untersuchen.

Man erkennt an solchen geplatzten Körnern mit Immersion eine scharfe innerste stark hellblau lichtbrechende Lamelle, das Endosporium. Ungefähr dasselbe Bild erhält man nach Behandeln mit Chlorzinkjod.

Werden die Sporen dagegen zuerst in KOH gebracht (4 Stunden), wobei die Sporen platzen und der Inhalt aus der Sporenhaut heraustritt, dann in Glyzerin gelegt, ausgewaschen und schießlich mit Chlorzinkjod behandelt, dann färbt sich die Intine schwach violett — gibt also Zellulosereaktion —, aber die Färbung hält nicht lange an.

Auf die Intine folgt nach außenhin das derbe Exospor, das sich in der frischen Spore als eine stark lichtbrechende bläuliche Membran darstellt, die nach der Oberfläche zu etwas dunkler schattiert ist, jedoch keine Differenzierung aufweist. In Chlorzinkjod tritt dunkle, braungelbe Färbung auf. Untersucht man eingedrückte Sporen, so findet man im optischen Querschnitt auf der konvexen Seite eine radiale Streifung in der Membran (Textfig. 1*a* und *c*), die vielleicht mit einer feinen Punktierung oder Körnelung der Oberfläche zusammenhängt.

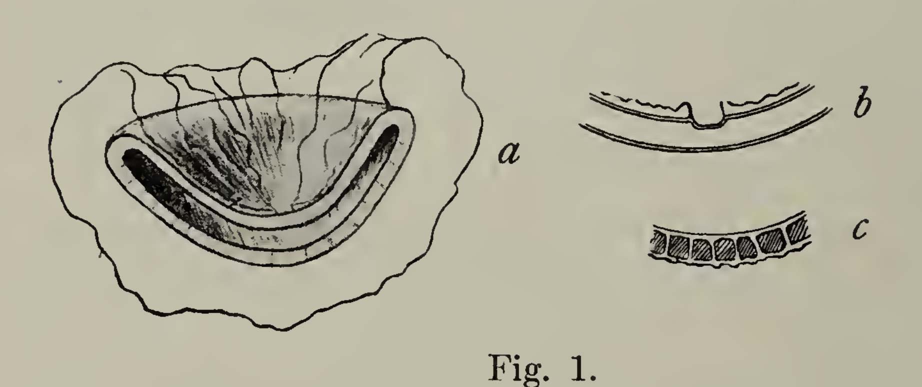


Fig. 1.

Fig. 1. *a* Junge Spore nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Das Exospor ist eingedrückt, die Mittelhaut in weiten Falten abgehoben; nur an einer Stelle, dem Nabel, mit der Spore verbunden. *b* Der Nabel vergrößert. *c* Radiale Striefung auf der konvexen Seite.

Die Körnchen treten in der Profilansicht als kleine leuchtende Halbkügelchen hervor. Es ist zu beachten, daß die radiale Streifung auf der konkaven Seite der eingedrückten Spore nicht zu erkennen ist, während die Körnelung der Oberfläche dort ebenso deutlich ist wie auf der Gegenseite. Aber bei der Feinheit der Struktur war es unmöglich die Beziehungen zwischen der Körnelung und der Streifung vollständig sicher zu stellen.

Die Abgrenzung der Gallertschicht ist, solange die Spore in der Sporangiumflüssigkeit liegt, nicht zu erkennen. Auch in Wasser tritt sie wenig hervor, da nur ganz geringe Quellung stattfindet. Man sieht dann zwar außerhalb der scharf konturierten Exospore noch eine feine, etwas gelblich gefärbte Lamelle, aber diese stellt, wie die Behandlung mit Reagenzien lehrt, die Gallertschicht der Mittelhaut dar und ist so fein, daß keine Differenzierung möglich ist. Mit Hilfe von Reagenzien kann man aber die Gallertschicht sehr schön zur Anschauung bringen. Wenn man frisches oder Alkoholmaterial mit Glyzerin behandelt und dann wieder in Wasser legt, quillt die feine Außenschicht außerordentlich stark auf und erhält eine scharfe konzentrische Streifung. Bei Zusatz von Chlorzinkjod erkennt man weiter, daß die Gallertschicht

außen von einem ganz dünnen Häutchen begrenzt wird, der Mittelhaut, die sich nach einiger Zeit intensiv gelb färbt (Textfig. 1*a*). Auch die Gallertschicht nimmt in Chlorzinkjod nicht, wie Hofmeister (1863, pag. 284) angibt, eine bläuliche, sondern eine gelbliche Färbung an. Noch schöner lassen sich die Gallertschicht und zugleich die übrigen Schichten deutlich machen, wenn man zu einem in Wasser liegenden Präparat JJK zusetzt. Dann quillt die konzentrisch gestreifte Gallertschicht nicht überall gleichmäßig, sondern fleckenweise auf, und die Mittelhaut, welche gelbe Färbung annimmt, hebt sich an verschiedenen Stellen halbkugelig oder unregelmäßig gewölbt von dem Exospor ab, während sie an anderen Stellen an dem Exospor haften bleibt (Textfig. 2*a* u. *b*). Wird dann H_2SO_4 konz. zugesetzt, dann wird die Gallerte

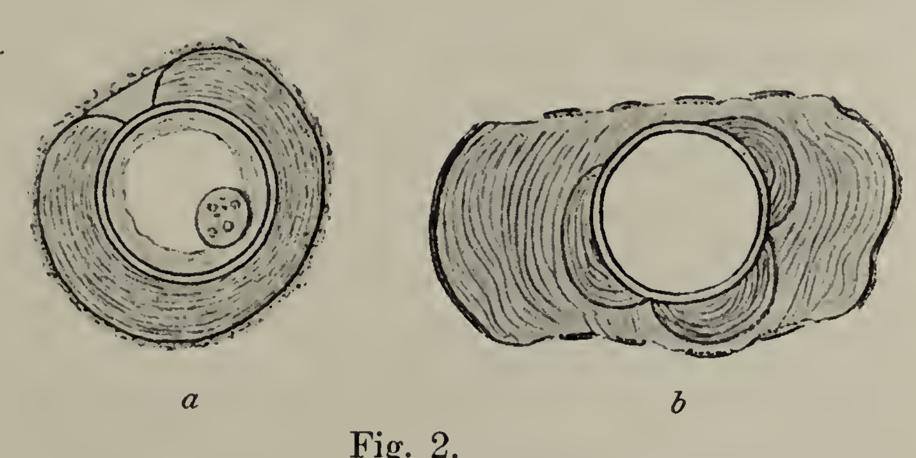


Fig. 2.

Fig. 2. *a* Junge Spore während der Quellung in Chlorzinkjod. Die Mittelhaut an einer Stelle noch nicht abgehoben; hier die Vakuolenhaut, aus der die Elateren hervorgehen, sichtbar. *b* Ältere Spore mit Mittelhaut und Elaterenhaut, in Quellung. Die innere und äußere Gallertschicht sichtbar.

augenblicklich zerstört und regelmäßige braunrote Stäbchen (Kristalle) ausgeschieden, welche die Oberfläche des Exospors bedecken. Legt man eine Spore in KOH, so quillt die ganze Spore sehr stark (von 32—35 auf 42—45 Teilstriche) und die konzentrische Streifung in der Gallertschicht tritt schärfer hervor. In Chlorzinkjod nimmt die Gallertschicht übrigens nur wenig Wasser auf, und in jüngeren Stadien schrumpft die in Wasser stark auseinander gegangene Gallerte bei Zusatz von Chlorzinkjod sogar bis fast auf die halbe Dicke wieder zusammen. Da gewisse Farbstoffe (z. B. Methylviolett) von der Gallerte ziemlich stark gespeichert werden, kann man diese Schicht auch mit Hilfe von derartigen Farbstoffen nachweisen. Rutheniumrot wird übrigens nicht von der Gallerte gespeichert; diese scheint danach keine Pektinsubstanzen zu enthalten.

Die Gallertschicht ist nicht überall gleichmäßig, vielmehr treten die beiden ersten bzw. drei ersten innersten Schichten am schärfsten hervor und sind durch einen schwachen rötlichen Schimmer vor den übrigen ausgezeichnet.

Die Mittelhaut ist ebensowenig wie die Gallertschicht an der reifen Spore zu unterscheiden, läßt sich aber auch mit Hilfe von Reagenzien sehr gut sichtbar machen. Bei Zusatz von Chlorzinkjod schrumpft nämlich die Sporenkugel stark zusammen und faltet sich wie ein eingedrückter Gummiball einseitig ein (Textfig. 1*a*, pag. 226). Zu gleicher Zeit wird an der äußeren Grenze über der Gallertschicht die Mittelhaut als dünne Lamelle sichtbar, die sich nach einiger Zeit hellgelb färbt. Sie hebt sich dabei von dem dicken Exospor in dünnen scharfen Fältchen ab, so daß die Spore mit ihrem runzelig, faltigen Überzug ein sehr auffallendes Bild bietet. Bei Zusatz von JJK und H_2SO_4 färbt sich das Häutchen gelb und löst sich nicht auf, ist also kutisiert, wie schon Strasburger (1882, 122) angegeben hat. In KOH färbt es sich schwach gelblich, ähnlich wie das Exospor, und speichert auch wie dieses Methylenblau sehr stark.

Die äußere Gallertschicht befindet sich zwischen Mittelhaut und Elaterenschicht, läßt sich aber nur nachweisen, solange die Elaterenhaut noch geschlossen, also noch nicht in die Bänder gespalten ist.

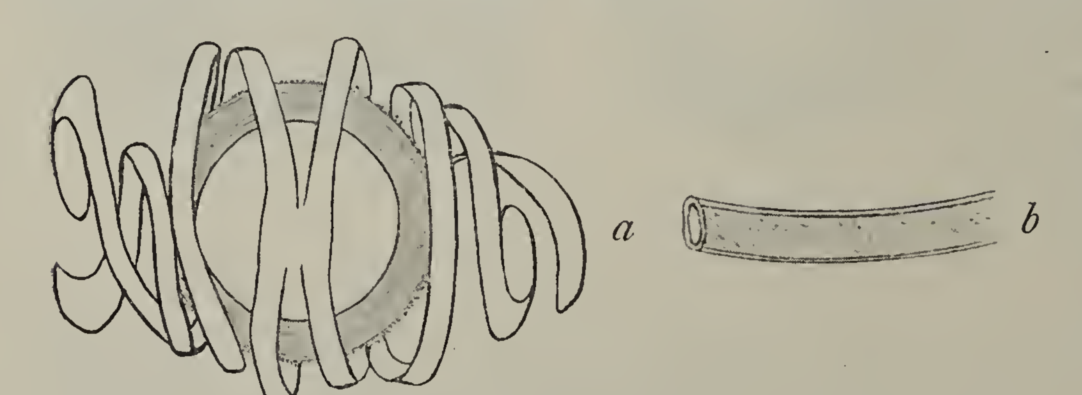


Fig. 3. *a* Fast reife Spore in Quellung. An der Außenseite der Mittelhaut eine feine Körnchenschicht. *b* Stück eines Elaterenbandes.

Fig. 3.

Sie tritt in die Erscheinung, wenn man eine Spore von entsprechendem Alter in Wasser einlegt; dann zeigt sich eine ebensolche fein konzentrische Streifung, wie bei der inneren Gallerthülle (Textfig. 2*b*, pag. 236). Mit Methylenblau oder mit Methylviolett läßt sich diese Schicht aber nicht färben, dagegen nimmt sie in Hämatoxylin schwachviolette Färbung an.

Die Elateren. Von den Schraubenbändern wird allgemein angegeben (s. o.), daß sie aus einem breiten Streifen bestehen, der an seinen Rändern von zwei schmalen „Fasern" begleitet ist. Diese schmalen Streifen sieht man auf der Flächenansicht, aber sie sind auch bei den auf der Kante stehenden Bändern sichtbar, und Querschnittsbilder durch eine Elatere zeigen einen ovalen Kern, der von einer feinen Lamelle umgeben ist (Textfig. 3*b*). Es handelt sich also nicht um zwei Streifen an den Rändern der Elatere, sondern um eine dünne Schicht, welche die ganze Elatere geschlossen umhüllt. Der Kern der

Elatere besteht aus Zellulose und färbt sich mit Chlorzinkjod sehr schön blau; die Hülle dagegen ist nicht, wie meist angegeben wird, kutikularisiert, denn sie färbt sich weder mit Chlorzinkjod noch mit JJK + H_2SO_4 und löst sich ferner in H_2SO_4 vollständig auf. An der Oberfläche sind die Bänder (bei Equisetum palustre) mit verhältnismäßig großen Körnchen bedeckt, die man am Rande der Bänder hervorragen sieht.

Über die Art und Weise, wie die Elateren an der Sporenkugel befestigt sind, findet sich nur bei Goebel (1882, pag. 300) eine kleine Notiz. Dort heißt es nämlich: „Diese Bänder sind in der Mitte verengt und an dieser Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich, die man schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung . . . erkennt.“ Sucht man an einer reifen Spore von E. limosum die Befestigungsstelle der Elateren auf, so zeigt sich, daß hier eine schwache Verbreiterung der Bänder vorliegt und weiter, daß die äußeren Grenzen der beiden Bänder ununterbrochen über die Ansatzstelle fortlaufen, während die inneren vor einem gemeinsamen Verbindungsstück zusammenfließen (Textfig. 3 *a*). Die Verwachsungsstelle springt in der Tat von dem Elaterenband nach dem Exospor zu nabelartig vor. An jüngeren Entwicklungsstadien sieht man diesen Vorsprung sowohl im Querschnitt (bei eingefalteten Sporen) als auch in der Flächenansicht, in der er als kleiner unregelmäßig konturierter Kreis erscheint. An dieser Verbindungsstelle sind das Exospor, die Mittelhaut und die Elaterenschicht miteinander verwachsen, weshalb sich auch die Mittelhaut, wie Strasburger angibt, bei der Quellung an dieser Stelle nicht von dem Exospor abhebt (Textfig. 7 *a*, pag. 236).

5. Entwicklung der Sporenmembran.

Bildung der Spezialmembran. Von einer Spezialmembran kann man, wie schon oben angeführt, nicht sprechen, da nach der Trennung der Tetradenzellen keinerlei Membran um die Spezialzelle erkennbar ist. Irgendeine hautartige Abgrenzung muß aber jedenfalls auf seiten des Periplasmas von vornherein vorhanden sein, denn das Plasma der Spezialzellen ist stets scharf von dem Plasmodium gesondert. Diese Sonderung macht sich besonders bei der Behandlung der Präparate mit wasserentziehenden Mitteln, vor allem an fixiertem Material geltend, weil dann eine starke Kontraktion des Periplasmas eintritt (Taf. XIII, Fig. 3 u. 4).

Bei der Tetradenteilung werden zwar sechs Zellplatten gebildet, es kommt aber auch hier in den Zellplatten nicht zur Ausscheidung einer nachweisbaren gemeinsamen Membran. Vielmehr lösen sich die vier Tetradenzellen noch in ihrer Tetradengestalt voneinander ab und nehmen erst Kugelgestalt an, wenn das Periplasma zwischen sie eingedrungen ist. Diese Kugelzellen, welche die zukünftigen Sporen darstellen, besitzen anfangs keine sporeneigene Membran, sondern sind nur durch die Vakuolenhaut des Periplasmas gegen letzteres abgegrenzt. Die Vakuolenhaut kann man in Schnitten durch lebendes Material an der Grenze von Periplasma und Spore sehen; aber erst an fixiertem Material, wo die Sporenzellen weit von dem Periplasma abgehoben sind, läßt sich feststellen, daß der Sporenprotoplast nackt ist, das Periplasmodium dagegen eine Vakuolenhaut besitzt (vgl. Taf. XIII, Fig. 7 u. Text pag. 232).

Bildung des Exospors. Wenn sich die Sporenzellen nach der Tetradenteilung isoliert und abgerundet haben, liegen sie bald dicht aneinanderschließend im Spornsack nebeneinander und lassen meistens nur sehr kleine Zwickel, die mit Periplasma ausgefüllt sind, zwischen sich frei. Diese Lagerung kann man am frischen Material nur feststellen, wenn man dünne Schnitte in der Sporenflüssigkeit untersucht. Man findet dann die Zwickel zwischen den Sporen von Periplasma erfüllt, in dessen hyaline Grundsubstanz ziemlich große lichtbrechende Körnchen eingebettet sind, die sich mit Jod nicht färben. Gelingt es einzelne Sporen aus dem Zytoplasma zu entfernen, so sieht man, daß auch an den Stellen, an denen die Sporen sich zu berühren schienen, noch eine trennende Plasmaschicht vorhanden war. Der Inhalt der Spore ist wasserhell, der große Kern durch eine Vakuole, die mehr als die Hälfte des Sporeninhaltes ausmacht, an die Wand gedrückt. Bald nach ihrer Isolierung erscheint die Spore von einem dünnen Häutchen umgeben, der Anlage des Exospors (Taf. XIII, Fig. 5), an dem keine Differenzierung zu erkennen ist. Auch in der ersten Periode, in der diese Membran in die Dicke wächst, bleibt sie undifferenziert und färbt sich von Anfang an in Chlorzinkjod gelb.

Entwicklung des Perispors.

Um diese Zeit beginnt die uns hauptsächlich interessierende formative Tätigkeit des Periplasmodiums. Sie ist insofern besonders bemerkenswert, als nicht etwa eine Spore in einen Protoplasten eingebettet ist, wie wir das z. B. von den Oosporen der Peronosporeen her kennen, sondern eine dicht gedrängte aber unbestimmte Menge. Um jede einzelne dieser Sporen entfaltet der Periplast die gleiche mannig-

faltige Tätigkeit, bildet zuerst die innere Gallertschicht, dann die Mittelhaut, die äußere Gallertschicht und schließlich die Elaterenhülle. Es macht den Eindruck als ob die Perisporbildung um jede Spore herum wie um einen Fremdkörper, der im Plasma eingebettet ist, erfolge. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Wir werden sehen, daß ganz bestimmte Beziehungen zwischen dem Periplasmodium und jeder Einzelspore bestehen müssen.

Die Beziehungen des Periplasmodiums zu der Sporenhülle sind durch die bisher vorliegenden Angaben über diesen Punkt keineswegs geklärt. Strasburger hatte nur angegeben (1882, pag. 120), daß zu einer gewissen Zeit an der Peripherie der hyalinen Kugel in Kontakt mit der umgebenden Plasmamasse ein Häutchen zu erkennen ist, das aus aneinander gereihten Körnchen zu bestehen scheint und weiter, als Hinweis auf den Ursprung dieses Häutchens: „Zwischenstufen lehren, daß es sich um die mit einer Schicht Mikrosomen beladene Hautschicht des umgebenden Plasma handelt". Diese Angaben gestatten keinen Einblick in den Entwicklungsgang der Elatern und können somit auch nicht die Überzeugung erwecken, daß die Elateren wirklich von dem Periplasmodium gebildet werden. Es wäre ja auch denkbar, daß die Mittelhaut oder das Häutchen, aus dem die Elateren ihren Ursprung nehmen, eine äußere Lamelle des Exospors darstellt, die anfangs so dünn sein könnte, daß sie nicht zu erkennen wäre. Von manchen Sporenlamellen, die später eine mächtige Entwicklung erfahren, können wir tatsächlich trotz genauester Untersuchung nicht sagen, ob sie eine solche äußere Exospordifferenzierung darstellen oder ob sie von einer außerhalb der Spore liegenden Membran, der Spezialmembran, abgespalten werden (Fitting 1900, Beer 1906). Es ist demnach bei der Untersuchung des Ursprungs der Elateren ganz besondere Vorsicht geboten.

Am wenigsten ließ sich Sicherheit gewinnen über die Entstehung der inneren Gallertschicht. Diese Neubildung tritt zuerst als farblose, ganz dünne Lamelle auf der Sporenaußenseite auf. Sie färbt sich zu keiner Zeit mit Chlorzinkjod, während das Exospor in diesem Reagenz früh fast braunrote Färbung annimmt. Diese Lamelle bleibt anfangs im Wasser anscheinend unverändert und wird erst später, wenn die nächstfolgende Schicht, die Mittelhaut aufgelagert ist, in Wasser stark quellbar. Mit absoluter Sicherheit läßt sich freilich nicht sagen, daß diese Gallertschicht vom Periplasma ausgeschieden und aufgelagert wird, denn obgleich sie außerhalb des Exosporiums liegt, könnte sie durch Verquellung der äußeren Schichten dieser Lamelle entstanden

sein. Es konnten nun aber einerseits keinerlei Anzeichen einer Verquellung oder Ausscheidung ausfindig gemacht werden; andererseits wurde beobachtet, daß unter Umständen die ganze innere Quellungsschicht von der sich ablösenden Mittelhaut mitgenommen wird (Textfig. 4 *b*). Wenn man außerdem noch bedenkt, daß auch die äußere Gallertschicht, die, soviel sich erkennen läßt, von gleicher Beschaffenheit ist. wie die innere, vom Periplasma abgeschieden wird, wird man annehmen dürfen, daß auch die innere Gallertschicht ein Produkt des Periplasmas ist.

Die Entwicklung dieser, wie auch der übrigen Lamellen des Perispors läßt sich am lebenden Material nur verfolgen, wenn man die Sporen isoliert. Denn in dem frischen Sporangium liegen diese so dicht aneinandergepreßt, daß eine Unterscheidung feiner Konturen um das

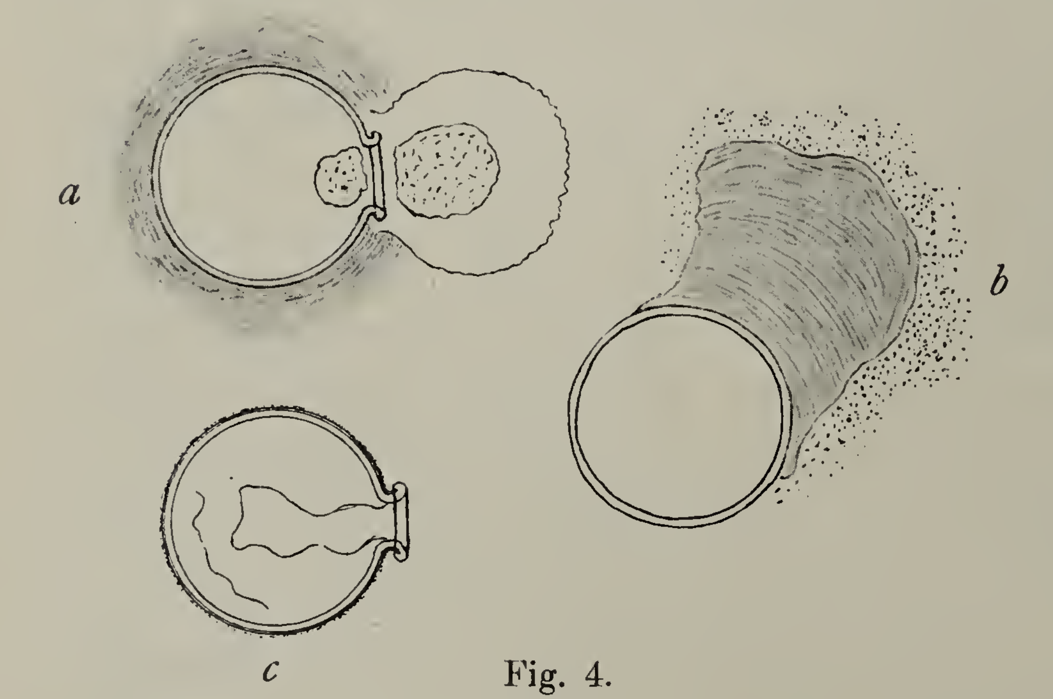


Fig. 4.

Fig. 4. *a* Spore nach Quellung. Die innere Gallertschicht ist an der Spore hängen geblieben, die Mittelhaut ist abgeglitten. *b* Desgl. die Mittelhaut samt innerer Gallertschicht sind vom Exospor abgehoben. *c* Zerdrückte junge Spore mit kragenartig zurückgeschlagener Öffnung, die Mittelhaut als feine äußere Lamelle sichtbar.

Exospor unmöglich ist. Werden nun beim Schneiden die ganz jungen Sporen aus dem Periplasma herausgerissen, dann erkennt man, daß das Periplasma durch eine scharfe Kontur gegen die Lücken abgegrenzt ist. Diese Kontur, die Vakuolenhaut, ist an fixiertem Material besonders gut zu erkennen. Hier läßt sich nun noch eine Tatsache feststellen, die für die Frage nach der Entstehung der Mittelhaut und damit zugleich der Elaterenhaut von entscheidender Bedeutung ist. Es zeigt sich nämlich, wie schon hervorgehoben, daß in der allerersten Zeit nach der Isolierung der Sporen zwar das Periplasmodium gegen den Sporenprotoplasten scharf abgegrenzt ist, das Protoplasma der Spore aber noch keinerlei Membran erkennen läßt. Das kann man an den fixierten Sporangien deshalb sehr schön sehen, weil das Periplasmodium, das aus außerordentlich lockeren Netzmaschen besteht,

sich weit von dem dichten Plasma der jungen Spore abhebt. Während die junge Spore kugelig ist und höchstens an der Oberfläche einschrumpft, bildet die Periplasmodiumvakuole oft sehr lang elliptische Hohlräume. Die Sporenprotoplasten liegen also anfangs ebenso membranlos in Vakuolen des Periplasmodiums, wie die Sporenmutterzellen. Daß die Membran nicht etwa nur besonders dünn ist, sondern tatsächlich fehlt, geht daraus hervor, daß man sehr häufig Bilder antrifft, an denen man dünnere oder feinere Plasmafäden sieht, welche die Wand der Vakuole mit den Sporenprotoplasten verbinden (Taf. XIII, Fig. 7). Das läßt erkennen, daß der Protoplast eventuell an der Vakuolenhaut ankleben, und bei der Kontraktion während des Fixierens wie eine zähflüssige Masse in Fäden ausgezogen werden kann, also noch keine differenzierte Sporenhaut besitzt. Das heißt mit anderen Worten, daß die Va-

Fig. 5. *a* Gequollene junge Spore mit innerer Gallertschicht und weit abgehobener Vakuolenhaut, aus der die Mittelhaut hervorgeht. Im Periplasma Kerne und Stärkekörnchen. *b* Ältere Sporenanlage, gequollen. Mittelhaut in unregelmäßigen Falten abgehoben, Elaterenhaut regelmäßig, mit feiner Körnchenschicht.

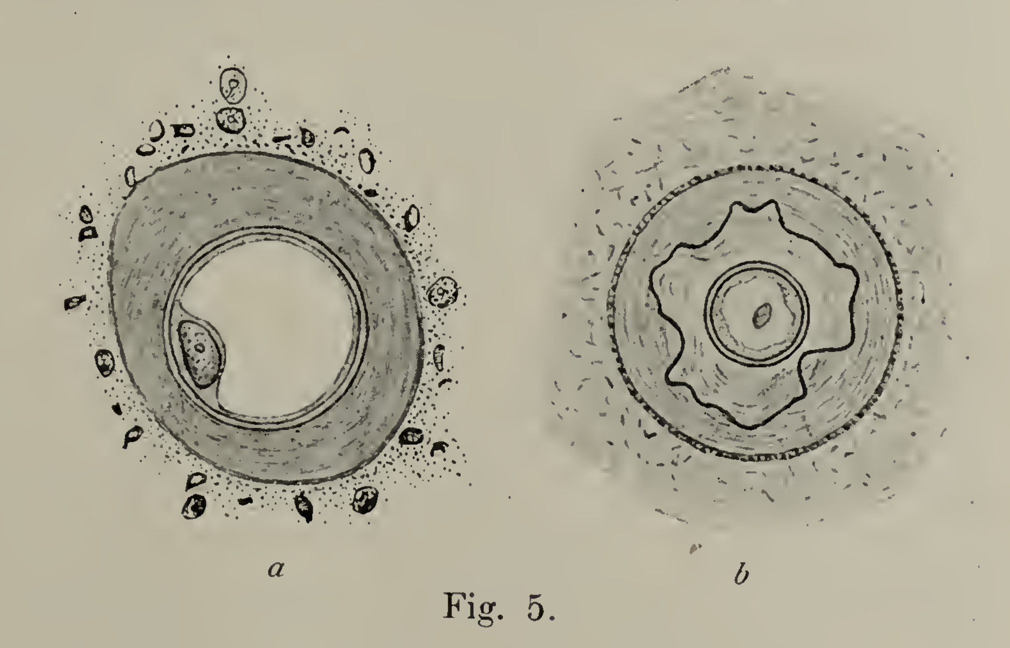


Fig. 5.

kuolenhaut des Periplasmodiums vor dem Exosporium angelegt wird. Da wir nun weiter zeigen können, daß die Mittelhaut aus der Vakuolenhaut hervorgeht, ist der Einwand, den man bisher noch erheben konnte, daß nämlich die Lamellen des Perispors schon mit dem Exospor als äußere, aber wegen ihrer Geringfügigkeit anfangs nicht erkennbare Schichten angelegt sein könnten, hinfällig.

Wie die Mittelhaut entsteht, geht aus folgenden Beobachtungen hervor: Löst man in gewissen Stadien die Sporen aus den Periplasmodien, dann läßt sich auch an lebenden Sporangien feststellen, daß ein ganz dünnes hyalines Grenzhäutchen entstanden ist. An isolierten Periplasmastückchen kann man dann durch Wasserzusatz die Gallertschicht um das Exospor (innere Gallertschicht) zur Quellung bringen. Dadurch hebt sich das Periplasmahäutchen als weiter ellipsoider Mantel von der Spore ab (Textfig. 5*a*). Mit dem Periplasma selbst ist es fest verbunden und läßt sich von ihm weder auf mechanischem Wege noch

durch Reagentien abtrennen. Mit Chlorzinkjod erhält man zu dieser Zeit keine Färbung des Häutchens, dagegen nimmt es eine schwach körnige Struktur an und hebt sich infolgedessen deutlich gegen das gelbliche grobkörnigere Periplasma ab. Durch Druck auf das Deckglas gelingt es mitunter das Häutchen mitsamt der inneren Gallertschicht von der Spore loszulösen, so daß es wie eine Kappe auf der Spore aufsitzt (Textfig. 4*b*). Auf etwas späteren Entwicklungstufen kann man dann das Häutchen, also die junge Mittelhaut, als feine Doppellinie um das Exospor herum erkennen. Daß keine Täuschung durch Lichtbrechung vorliegt, läßt sich feststellen, wenn man die Sporen so fest drückt, daß sie platzen. Es bildet sich dann eine kleine kragenförmig vorgewölbte Öffnung, an deren Rändern nur auf der Außenseite, der Mittelhaut entsprechend, die Doppellinien sichtbar sind, nicht aber auf der Innenseite (Textfig. 4*c*). Zu dieser Zeit sammeln sich nun auch aus dem Periplasma auf der Außenfläche des Mittelhäutchens ganz kleine Körnchen an, die in einfacher Schicht dicht gedrängt nebeneinander liegen (Textfig. 4*c*). Die Lagerung dieser Körnchen ist wichtig, weil sie einen charakteristischen Unterschied gegen die ähnlich entstehende Elaterenschicht liefert. Dort sind die Körnchen, abgesehen davon, daß sie beträchtlich größer werden, in das Vakuolenhäutchen eingelagert (Textfig. 5*b*). Mit der Ansammlung der Körnchen auf der Oberfläche des Mittelhäutchens beginnt die chemische Umwandlung desselben. Setzt man jetzt Chlorzinkjod zu einem Präparat hinzu, dann färbt sich das Häutchen gelb und hebt sich außerdem in ganz feinen Fältchen von dem Exospor ab — wohl infolge von Quellung des Häutchens und Schrumpfung der Spore. Offenbar steht die Ansammlung der Körnchen in Beziehung zur Kutisierung; denn nach Beendigung der Kutisierung sind sie verschwunden.

Sobald die Kutisierung des Häutchens deutlich geworden ist, löst sich dieses vom Periplasma los, und wenn man jetzt eine Spore zerdrückt, kann es gelingen, das Sporenhäutchen als geschlossenen Sack isoliert abgleiten zu machen, während die innere Gallertschicht an der Spore haften bleibt (Textfig. 4*a*). Anfangs steht das Mittelhäutchen nach allen Seiten gleich weit vom Exospor ab, später aber, wenn es ausgewachsen ist, zeigt sich (Textfig. 1*a* u. *b*, pag. 226), daß es an dem Nabelfleck mit dem Exospor verwachsen ist. Die Verwachsung findet somit erst nach der Kutisierung statt.

Der geschilderte Entwicklungsgang zeigt, daß die Mittelhaut aus einer Vakuolenhaut des Periplasmas hervorgeht, also keine sporeneigene Membran ist, sondern zum Perispor gerechnet werden muß.

Entwicklung der Elateren.

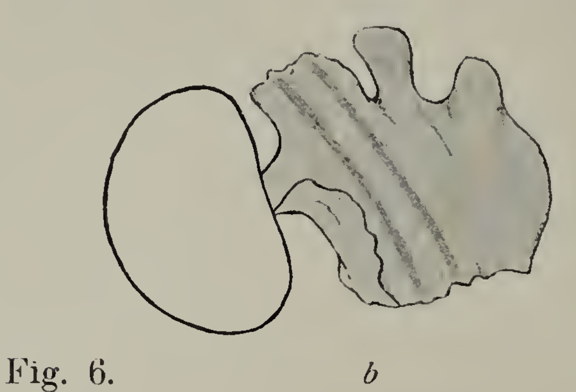
Die Elateren entstehen aus einem ganz ebensolchen homogenen Vakuolenhäutchen, wie die Mittelhaut. Eine Verwechslung in diesem Anfangsstadium wäre möglich, wenn nicht die Anlage des Elaterenhäutchens noch zu einer Zeit homogen wäre, zu der schon die Mittelhaut mittels Chlorzinkjod nachzuweisen ist. Auch bei dem Elaterenhäutchen kann man den Ursprung aus dem Periplasma sicher feststellen. Nach der Spore zu ist es anfangs allein scharf abgesetzt, während nach dem Periplasma zu keine Abgrenzung feststellbar ist. Niemals findet man, daß das Häutchen irgendwo vom Periplasma abgehoben wäre, und es läßt sich, wie das junge Mittelhäutchen, auch auf keine Weise zur Abtrennung bringen. Das Häutchen steht also zweifellos mit dem Periplasma in organischer Verbindung. Da wir nun vorhin festgestellt haben, daß die Mittelhaut schon vorhanden ist, ehe man vom Exospor etwas sehen kann, und da das Elaterenhäutchen noch auf die Mittelhaut aufgesetzt wird, ist an die Möglichkeit der Entstehung des Elaterenhäutchens aus einer Differenzierung des Exospors nicht mehr zu denken.

Die erste Veränderung, die sich an dem lebenden Elaterenhäutchen geltend macht, ist die, daß es anfängt außerordentlich feinkörnig zu werden. Die Körnchen sind vorläufig wenig lichtbrechend, und weder sie noch das Häutchen, in dem sie liegen, färben sich mit Chlorzinkjod. Später werden die Körnchen in dem Elaterenhäutchen bedeutend größer und man kann die Stufen der weiteren Umwandlung leicht innerhalb ein und desselben Sporangiums feststellen. Es treten an den Stellen, an denen die Bänder entstehen, in dem Häutchen Körner auf, die auf optischen Querschnitten durch das Häutchen sehr regelmäßig in einer Reihe geordnet erscheinen, also nur in einfacher Schicht vorhanden sind (Textfig. 5*b*). Die Körnchen werden bald verhältnismäßig groß und lassen dann auch verschiedene Lichtbrechung erkennen. Wenn die Konturen an der hyalinen Schicht schärfer geworden sind, kann man feststellen, daß das Häutchen etwas dicker ist, als die in dasselbe eingebetteten Körnchen.

Bei Zusatz von Wasser quillt die äußere Gallertschicht sehr stark auf, hebt sich aber nur an zwei Polen von der Sporenkugel ab (Textfig. 7*a*, pag. 236). Dreht man eine solche Sporenanlage, so zeigt sich, daß diese Art der Abhebung daher rührt, daß die Elaterenschicht schon in diesem Stadium an dem oben beschriebenen Nabelfleck mit der Sporenkugel verwachsen ist. Man kann das manchmal noch deutlicher sehen, wenn man die Elaterenschicht beim Schneiden oder Durchquetschen von der

äußeren Gallertschicht abreißt oder über die Spore zurückschlägt. Dann bleibt der Elaterensack nur an dem Nabelfleck mit der Spore in Verbindung (Textfig. 6*b*). Wenn die Elaterenhülle etwas dicker geworden ist, erkennt man besonders gut die eben erwähnten größeren Körnchen, welche sich zu parallel verlaufenden Reihen angeordnet haben. Sie ziehen in ziemlich geringen aber gleichmäßigen Abständen,





a Fig. 6. *b*

Fig. 6. *a* Junge Elaterenhaut mit Körnchenreihen, vom Exospor abgerissen. *b* Etwas ältere Elaterenhaut, am Nabel am Exospor hängend.

die der Mitte der späteren Bänder entsprechen, über die ganze Elaterenhülle hin (Textfig. 6*a*). Setzt man jetzt Chlorzinkjod zu, so färbt sich das ganze Häutchen schwach hellviolett, zeigt also zum erstenmal Zellulosereaktion. Die Körnchen scheinen sich nicht zu färben, jedenfalls ist bei der starken Lichtbrechung derselben eine Färbung nicht mit Sicherheit zu erkennen. An der Stelle, wo die Körnchen liegen, treten dann sehr bald breitere, zuerst undeutlich begrenzte Streifen



a *b* *c*

Fig. 7. Fast reife Sporen. *a* Elaterenhaut abgehoben. *b* Elaterenhaut und Mittelhaut abgehoben. *c* Elaterenhaut grob gekörnelt.

auf, die bei Behandlung mit Chlorzinkjod dunkelviolett werden (Textfig. 6*b*). Wenn man in etwas älterem Stadium ein solches „Elaterenhemd" im optischen Querschnitt betrachtet, erkennt man sehr schön die Querschnitte der Bänder als starke Verdickung und sieht, daß zwischen jeder Verdickung (Bandquerschnitt) ein etwa halb so breiter unverdickter Streifen liegt (Textfig. 7*a*, *b*, *c*). Die Bandquerschnitte springen nach

außen vor, sind aber nur auf dem Querschnitt deutlich zu sehen, während sie sich in der Flächenansicht nur schwach von der übrigen Haut abheben (Textfig. 7 *c*). Sobald die Elaterenbänder sichtbar geworden sind, verschwinden die Körnchenreihen und die ganze Elaterenhaut erscheint auch an den Stellen, an denen die Bänder liegen, gleichmäßig punktiert (Textfig. 7 *c*). Auf optischen Querschnitten kann man nun feststellen, daß auch auf der Innenseite des Elaterenhäutchens und der Elaterenbänder Körnchen liegen (Textfig. 7 *b*), also umgekehrt wie bei der Mittelhaut, wo die Körnchen zuletzt auf der Außenseite der Mittelhautschicht angeordnet waren. Je dicker die Elateren werden, desto deutlicher wird die Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod, und bei Behandlung mit JJK + H_2SO_4 zerfließt die ganze Elaterenschicht in intensiv blauvioletter Farbe. Später treten an den Elaterenbändern über dem inneren dicken Zellulosekern die äußeren zarten Hüllen auf, die keine Zellulosereaktion geben (Fig. 3 *b*, pag. 228). Wie diese Hüllen entstehen, ob durch Auflagerung oder durch Umwandlung der äußeren Partien der Bänder, konnte nicht ermittelt werden. Nach Fertigstellung der Elateren verschwinden die Reste des Elaterenhäutchens und, wie es scheint, auch die äußere Gallertschicht, die in der reifen Spore nicht mehr vorhanden ist

Bei der Entwicklung der Elateren ist ein Punkt von besonderem Interesse. Wenn man das Perispor der Equiseten etwa mit dem Perispor einer Oospore von Peronospera vergleicht, so ergibt sich, daß hier das Perispor nach allen Seiten hin gleich ist, während es bei Equisetum einen polaren Bau hat. Im ersten Fall könnte man sich noch vorstellen, daß die Perispormasse durch allmähliche, chemische Umwandlung des Periplasmas entstünde und wie ein Sekret mechanisch auf die Spore abgelagert würde. Im zweiten Fall ist etwas Derartiges aber nicht denkbar. Wir sehen hier eine spezifische formative Tätigkeit des Plasmodiums. Es treten Reihen von Körnchen auf, die in zwei einander entgegengesetzten Richtungen um die Sporenachse herumlaufen, also eine polare Anordnung darstellen. Die Körnchen bilden sich in einer Hautschicht der Periplasmodiumvakuolen, welche die Sporen einschließen, sind aber bei jeder Spore anders gerichtet. Es liegt also nicht etwa eine Polarität des gesamten Periplasmodiums vor, denn dann müßte die Achsenrichtung der Spiralbänder bei allen Sporen die gleiche sein. Nun haben wir aber gehört, daß die Elateren alle an dem Kreuzungspunkt der vier Bänder an die Spore angewachsen sind (Textfig. 3 *a*). Die Polarität der Spiralbänder ist also durch die Anheftungsstelle gegeben. Hier läßt sich nun freilich nicht entscheiden, ob die Ausbildung der

Verwachsungspunkte von der Spore oder von dem Elaterenhäutchen aus bestimmt wird. Denn der Nabelfleck, den wir an der älteren Spore antreffen, fehlt in der ersten Zeit der Verwachsung, ebenso läßt sich zu der Zeit auch an dem Elaterenhäutchen noch nicht feststellen, ob der Kreuzungspunkt der Elateren schon angedeutet ist. Mit anderen Worten, wir haben keine Anhaltspunkte dafür festzustellen, ob zuerst der Nabelfleck an der Sporenmembran vorhanden ist und dann an dieser Stelle das Elaterenhäutchen anwächst und von da aus seinen polaren Bau orientiert oder ob es umgekehrt ist. Es konnten ferner keine Beziehungen zwischen der Lage des Sporenkerns und der Anheftungsstelle ermittelt werden. Für die erste Zeit der Entwicklung, läßt sich das schon aus dem Grunde nicht nachweisen, weil die Verbindung des Perispors mit dem Exospor anfangs so locker ist, daß die Mittelhaut bzw. die Elaterenhaut bei jeder Quellung allseitig von dem Exospor abgehoben wird (Textfig. 5, pag. 233). Später kann man dagegen oft sehen, daß der Kern der Spore jedenfalls nicht gegenüber der Anwachsungsstelle liegt (vgl. Textfig. 7, pag. 236), und zwar auch in Stadien, in denen die Elateren noch in Entwicklung begriffen sind.

Es ist nun allerdings nicht anzunehmen, daß die Anwachsung an einer ganz beliebigen Stelle erfolgt, denn ein Punkt an der Oberfläche des Exospors ist besonders ausgezeichnet, nämlich derjenige, an dem in der Tetradenteilung die Sporen aneinanderstoßen. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Anwachsung an dieser Stelle stattfindet. Bei E. limosum ließ sich das aber nicht festsellen, da ja die jugendlichen, unregelmäßig geschrumpften Sporen keine Membranen besitzen, also auch keinen Tetraederpol differenzieren können.

Wie dem aber auch sein mag, die räumliche Anordnung der Körnchen, welche die Bahn der Elaterenbänder bestimmen, muß auf die Tätigkeit des Periplasmodiums zurückgeführt werden, nur wissen wir bis jetzt nicht, ob die Elaterenhaut auch die Richtung der Achse dieser räumlichen Konstruktion bestimmt. Dagegen können wir mit Sicherheit sagen, daß die Plasmodiumkerne an dieser räumlich bestimmenden Tätigkeit des Periplasmodiums nicht beteiligt sind. Das wäre nur denkbar, wenn die Kerne eine bestimmte Lage zu der Achse der Elaterenbänder einnähmen. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr sind die Plasmodiumkerne ganz unregelmäßig zwischen die Sporen eingestreut, in wechselnder Anzahl um die einzelnen Sporen gelagert und außerdem in Gestalt und Größe ebenfalls überall verschieden. Die räumlich anordnende Tätigkeit kann also nur von dem Plasma des Periplasmodiums ausgehen.

Das Endosporium. Wann und wie das Endosporium gebildet wird, konnte bei der Schwierigkeit dasselbe überhaupt nachzuweisen, nicht festgestellt werden. In jüngeren Stadien, wenn das Exospor schon ausgewachsen ist, fehlt es, während es bei fast reifen Sporen sichtbar gemacht werden kann. Daraus geht jedenfalls soviel hervor, daß das Endosporium eine nachträglich gebildete Sporenhülle ist. Aus den oben angeführten Eigenschaften wird man aber weiter auch schließen dürfen, daß es eine selbständige Membran ist; denn es läßt sich glatt von dem Exospor ablösen und bleibt auch bei der Keimung nach dem Abwerfen des Exospors als erste Membran erhalten. Vielleicht bieten günstigere Equisetumarten (E. telmateja, Leitgeb 1884, pag. 67 Anm.) die Möglichkeit auch diese Frage sicher zu beantworten.

Die äußere Gallertschicht.

Von der äußeren Gallertschicht können wir nur angeben, daß sie nach der Mittelhaut gebildet wird, aber nicht wie sie entsteht. Es ist wahrscheinlich, daß die Körnchen, die man lange nach Fertigstellung der Mittelhaut an deren Außenseite (Textfig. 3*a*) und manchmal bei abgehobenen Elaterenhäutchen an deren Innenseite (Textfig. 6*b*) in einschichtiger, ziemlich gleichmäßiger Lage antrifft, mit der Bildung dieser Gallerte in Zusammenhang stehen. Es könnte aber auch sein, daß die Gallertsubstanz aus dem Periplasmodium direkt durch das Elaterenhäutchen sezerniert wird. Denn das Periplasmodium scheint überhaupt gallertige Einschlüsse zu enthalten. Schon bei der Archesporbildung, wenn die Spormutterzellen noch in geschlossenen Gruppen zusammenliegen, kann man nach Wasserzusatz in der Lücke, die zwischen den Archesporzellen und dem abgehobenen Periplasmodium entsteht, eine feine konzentrische Streifung erkennen, die von einer gallertartigen Infiltration herrührt. Da die äußere Gallertschicht nach der Mittelhaut auftritt, kann sie aber nicht von einer Differenzierung des Exospors herrühren, sondern stammt jedenfalls auch vom Periplasma und gehört somit zum Perispor.

Zusammenfassung.

Das Periplasmodium entsteht aus unregelmäßig abgegrenzten Tapetenzellen, von denen sich nicht sagen läßt, ob sie alle genau gleicher Herkunft sind. Die Tapetenzellen vermehren sich zuerst eine Zeitlang durch Zellteilung mit karyokinetischer Kernteilung ehe sie fusionieren. Nach der Fusion erfolgt durch typische Amitose starke Kernvermehrung. Die Fusion beginnt an verschiedenen Stellen in dem Tapetum, in dem

zuerst schmale Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Tapetenprotoplasten auftreten, von denen ausgehend die Verschmelzung die auf einzelnen Protoplasten übergreift, um mit einer Fusion sämtlicher Protoplasten zu einem einzigen neuen mantelförmigen Plasmakörper zu endigen. Bei diesem Vorgang werden die Hautschichten der innen liegenden Protoplasten ganz, die der übrigen zum Teil aufgelöst, und der Fusionsprotoplast bildet eine neue zusammenhängende Hautschicht. Das Periplasmodium dringt dann zwischen die Sporenanlagen ein, bis diese gleichmäßig in der Plasmamasse verteilt sind. Infolgedessen werden die Grenzen der ursprünglich individuell gesonderten Tapetenprotoplasten verwischt und schließlich die ganze Protoplasmamasse gründlich durcheinander gerührt. In dieser Plasmamasse bilden sich charakteristisch gestaltete Stärkekörnchen aus, die später wieder verschwinden. Die Haupttätigkeit des Periplasmodiums ist eine formative. Es bildet um jede Spore zuerst eine kutinisierte Lamelle, die sog. Mittelhaut und dann das Elaterenhäutchen, aus dem die Elateren hervorgehen. Die Elateren sind an einer bestimmten Stelle an die Spore angeheftet und laufen von hier aus nach zwei Polen der Spore in gegenläufigen Spiralen. Die Elateren zeigen also eine polare Anordnung. Da sie aus Körnchenreihen in dem Elaterenhäutchen hervorgehen, muß dem Protoplasten die Fähigkeit einer räumlich geordneten formativen Tätigkeit zugesprochen werden. Eine Mitwirkung der Tapetenkerne ist dabei ausgeschlossen, da diese keine bestimmte Lagerung zeigen. Die formative Tätigkeit des Periplasmodiums ist auch insofern mannigfaltig, als die Elateren eine komplizierte Struktur aufweisen, und als von dem Periplasmodium außer den Elateren und der Mittelhaut noch zwei (?) Gallertschichten um jede einzelne Spore gebildet werden. Die Mittelhaut sowie die Elateren gehen aus Vakuolenhäuten des Periplasmodiums hervor. Die Mittelhaut ist von dem Exospor und das Elaterenhäutchen von der Mittelhaut durch eine Gallertschicht getrennt, die nach außen hin allmählich verquellen, also keine scharfe Abgrenzung aufweisen. Schon das spricht angesichts der festen Verbindung der Vakuolenhäute (aus denen die Mittelhaut bzw. die Elaterenhaut entsteht) mit dem Periplasmodium gegen eine Differenzierung dieser Häute aus dem Exospor. Einen sicheren Beweis für die selbständige Entstehung der Mittelhaut und der Elaterenschicht aus dem Periplasma bietet die Tatsache, daß die jungen Sporen noch keinerlei Anlage eines Exospors zeigen, wenn die Vakuolenhaut schon vorhanden ist, aus der später die Mittelhaut hervorgeht, daß also die Anlage der Mittelhaut vor der Anlage des Exospors erfolgt. Damit ist auch die formative Betätigung des Periplas-

modiums festgestellt. Das Periplasmodium stellt also einen lebenden Protoplasten dar, der mit formativer und räumlich anordnender Baufähigkeit begabt ist.

Literatur.

Beer, R., On the development of the spores of Riccia glauca. Ann. of bot. 1906, Vol. XX, pag. 275.

Bower, F. O., Studies in the spore producing members. I. Equisetinae and Lycopodinae. Phil. transact. r. soc. 1894, Vol. CLXXXV, pag. 473.

Campbell, D. H., The structure and development of Mosses and Ferns. II. ed. New-York 1905.

Fischer v. Waldheim, Al. Über die Entwicklung der Farnsporen. Jahrb. für wiss. Bot. 1865—66, Bd. IV, pag. 349.

Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Membranen. Bot. Zeitg. 1900, Bd. LVIII, pag. 107.

Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 545, 1881, Bd. XXXIX, pag. 681.

Ders., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Hawkins, The developement of the sporangium of Equisetum hiemale. Ohio Naturalist 1907, pag. 123—126.

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans; verglichen mit den übrigen Rhizocarpeen. Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wiss. Wien 1882.

Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen usw. Leipzig 1851.

Ders., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen I. Abh. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1852, Bd. IV.

Ders., Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, pag. 259—293.

Jeffrey, E. C., The developement, structure and affinities of the genus Equisetum. Mem. Boston soc. of nat. hist. 1899, Vol. V.

Juranyi, Über die Entwicklung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans. Berlin 1873.

Leitgeb, H., Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute und deren Verhalten bei der Keimung. Graz 1884.

Meunier, A., La Pilulaire. Étude anatomico-génetique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule 1887, Tome IV, pag. 319.

Mettenius, G., Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt 1896.

Mohl, H. S., Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau der Sporen der kryptogamischen Gewächse (2 Taf.). Flora 1833, Bd. I, pag. 43. (Vermischte Schriften 1845, Bd. VI, pag. 67—83.)

Pringsheim, H., Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, pag. 484.

Russow, E., Vergleichende Untersuchungen usw. der Gefäßbündelkryptogamen. Petersburg 1872.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik 1874.
Sadebeck, R., Equisetaceae. Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1900.
Sanio, C., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Sporen von Equisetum palustre. Bot. Zeitg. 1856, Bd. XIV, pag. 177 ff.
Ders., Einige weitere Bemerkungen über die Sporenentwicklung bei den Equiseten. Bot. Zeitg. 1857, Bd. XV, pag. 657 ff.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.
Ders., Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
Ders., Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889.
Ders., Über Azolla. Jena 1893.
Ders., Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, pag. 176.
Wasiliewski, W. v., Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose I. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. XXXVIII, pag. 377—420.
Ders., Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose II. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 581—606.
Zimmermann, A., Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Kernes. Jena 1896.

Figurenerklärung zu Tafel XIII.

Fig. 1. *Equisetum limosum.* Längsschnitt durch ein junges Sporangium (Querschnitt durch einen Zapfen). In der Mitte die Zellen des Archespors mit dichtem Plasma und großen Kernen. Außen die Tapetenzellen mit kleinen Kernen und wenig Plasma.

Fig. 2. Desgl. Tapetenzellen in Fusion begriffen. In *a* vier Zellen, von denen schon je zwei verschmolzen sind. An dem linken Paar ist noch ein Einschnitt vorhanden, der die Grenze zwischen den beiden ursprünglichen Protoplasten andeutet. In der Mitte eine Verbindungsbrücke, von der die weitere Verschmelzung ausgeht. *b* fünf Protoplasten, z. T. miteinander verschmolzen.

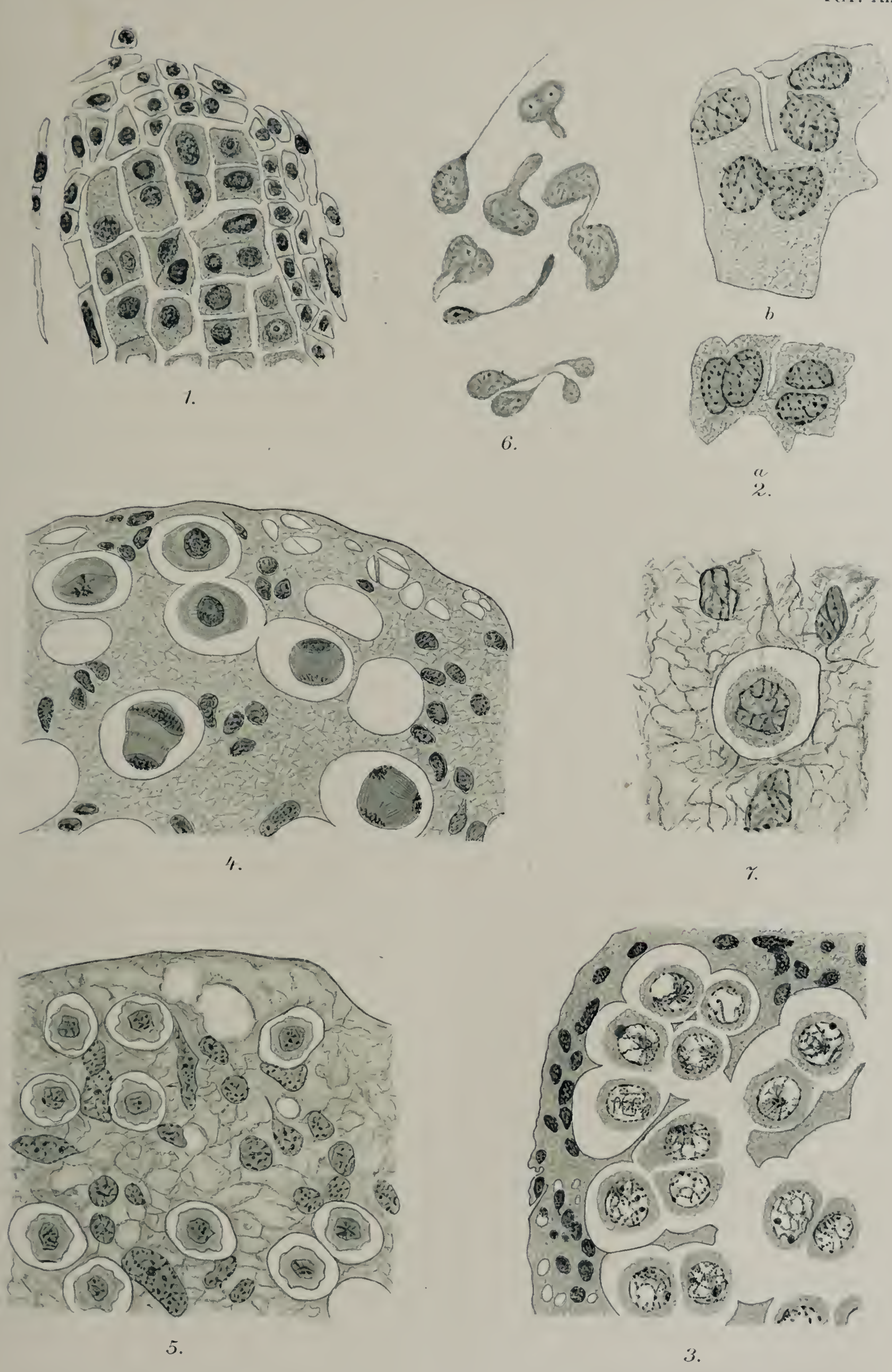
Fig. 3. Desgl. Sporenmutterzellen in Reduktionsteilung begriffen. Das Periplasma dringt zwischen die Sporenmutterzellen ein, die Tapetenkerne liegen noch dicht gedrängt an der Peripherie.

Fig. 4. Desgl. Tetradenteilung. Die Sporenmutterzellen sind alle in das Periplasma eingebettet, die Tapetenkerne überall in dem Periplasma zerstreut.

Fig. 5. Desgl. Die Sporen sind isoliert, mit einem sehr zarten Häutchen, der Anlage des Exospors umgeben. Das Periplasmodium das unregelmäßig grobnetzige Struktur besitzt, ist gegen die Sporen durch eine scharf konturierte Vakuolenhaut abgehoben. Die Periplasmodiumkerne sind unregelmäßig gestaltet (die kleineren z. T. Querschnitte), einige zeigen noch Fragmentationsbilder.

Fig. 6. Desgl. typische Fragmentationsbilder aus etwas jüngerem Periplasmodium.

Fig. 7. Desgl. Aus etwas jüngerem Studium wie Fig. 5. Der Sporenprotoplast hat noch keine erkennbare Membran, seine Oberfläche ist an einigen Stellen an der Vakuolenhaut des Periplasmodiums, die schon scharf konturiert ist, hängen geblieben.



Hannig.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

II.

Die Bildung der Massulae von Azolla.

(Mit Tafel XIV und 17 Abbildungen im Text.)

Unsere Kenntnisse über Azolla stammen der Hauptsache nach aus der bekannten Monographie Strasburger's (1873) und einer späteren Publikation desselben Autors in den histologischen Beiträgen II (1889). Vor Strasburger war nur einmal (Griffith, 1846) die Entwicklungsgeschichte untersucht worden, abgesehen von einigen kurzen Bemerkungen hierüber bei Mettenius (Linnaea 1847, II), wo auch die ältere beschreibende Literatur angeführt ist. Strasburger hatte jedenfalls bei seiner Untersuchung, wie es scheint auch bei seinen späteren Nachprüfungen (1898), nur Alkoholmaterial benützt, an dem die feineren Strukturen kaum zu erkennen sind. Den späteren Forschern, Campbell (1893) und Pfeiffer (1907), stand zwar lebendes oder nach neueren Methoden fixiertes Material zur Verfügung, sie berücksichtigten aber die Vorgänge im Periplasma nur nebenbei. Daher kommt es, daß die Entwicklungsgeschichte noch manche Lücken aufweist, daß vor allem die Rolle des Tapetenplasmodiums noch der Klärung bedarf.

Zur Orientierung sei zunächst kurz angeführt, was über die Entwicklung der Sexualorgane durch die Untersuchungen Strasburger's, Campbell's, Goebel's u. a. bekannt geworden ist.

Die vegetativen Blätter der Azollen sind in zwei Lappen geteilt, einen Oberlappen und einen Unterlappen; eine analoge Gliederung kehrt bei den Sporophyllen wieder. Nach Goebel (Organogr; pag. 669) teilt sich der Blattunterlappen sehr früh und jeder der beiden Teile gibt einem Sorus den Ursprung. Der Oberlappen, dessen apikale Partie in eine Anabaenahöhle umgewandelt ist, bildet an seiner Basis einen flügelartigen, einschichtigen Auswuchs, welcher die Sori kapuzenartig überdeckt.

Im allgemeinen stehen niemals mehr wie zwei Sori zusammen, die ohne Regel bald beide männlich oder weiblich, bald männlich und weiblich sind.

Die männlichen Sporokarpien haben Kugelgestalt, ihr Durchmesser ist fast so groß wie die Oberblätter, der flügelartige Auswuchs derselben wird durch sie auf die Seite gedrückt.

Die weiblichen Sporokarpien sind viel kleiner, länglich und flaschenförmig; ihr Längsdurchmesser etwa $^1/_3$ so groß wie derjenige der männlichen Früchte.

Während sich in den männlichen Früchten zahlreiche langgestielte Sporangien springbrunnenartig aus einer zentralen Plazenta abzweigen, kommt in der weiblichen Frucht in der Regel nur ein einziges Sporangium zur Entwicklung. Auch der Inhalt der männlichen und weiblichen Sporangien ist scheinbar sehr verschiedenartig.

In den männlichen Sporangien liegen fünf bis acht rundliche Körper von schaumiger Struktur, die sog. Massulae, so fest eingepreßt, daß sie sich an den Berührungsflächen etwas abplatten. In diesen Schaum sind die Sporen eingebettet und gleichmäßig auf die Massulae verteilt.

Das weibliche Sporangium umschließt nur eine einzige Spore, welche so groß wird, daß sie die Sporangiumwand zu einem verschwindend dünnen Häutchen zusammendrückt. Diese Spore ist von einer kompliziert ornamentierten dicken Hülle umgeben und auf dem Scheitelpol mit einem Aufsatz versehen, dem sog. Schwimmkörper nach Strasburger, der aus drei birnenartigen Körpern, von ähnlich schaumiger Struktur wie die männlichen Massulae besteht.

Werden die Massulae von den männlichen Sporangien befreit, so sieht man, daß von ihrer Oberfläche eine größere Anzahl langgestielter, ankerartig ausgebildeter Körper nach allen Seiten senkrecht emporragen, die sog. Glochidien, während von der Oberfläche der weiblichen Spore, sowohl allseits von der Sporenmembran selbst (an bestimmten Stellen) als auch von dem Schwimmkörper und hier besonders von der Spitze desselben, lange peitschenartige Organe entspringen.

Von den hier in kurzer Übersicht aufgeführten Gebilden fehlt erstens noch vollständig die Kenntnis der Entwicklung der Glochidien und der peitschenförmigen Anhänge der Makrospore; zweitens ist ebenso wie bei Equisetum die Bedeutung des Plasmodiums für die Entwicklung der Sporenhüllen sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Sporangien überhaupt noch nicht speziell untersucht worden und schließlich bedarf die morphologische Bedeutung der Sporangien selbst noch der Aufklärung.

Es sollen daher in den folgenden Abschnitten behandelt werden:

1. Bau und Bedeutung der Sporokarpien.

Die Anlagen der Makrosporokarpien und Mikrosporokarpien, die wegen ihres Zusammenhanges mit den Tapetenzellen aufgeführt werden

müssen, sind in den ersten Stadien völlig gleich. Sie beginnen mit der papillenartigen Hervorwölbung einer Zelle, an deren Spitze sich eine zweiseitige Scheitelzelle abschnürt (Fig. 1, 2, 3 bei Pfeiffer, 1907, und 9, 10 und 11 bei Campbell, 1893). Aus der Scheitelzelle entsteht durch tetraedrisch aufeinanderfolgende Wände ein Sporangium, während sich dicht unter dem Sporangium ein Ringwall hervorwölbt (Pfeiffer 1907), der schließlich als zweischichtiger Mantel integumentartig über das Sporangium emporwächst (Textfig. 1). Erst wenn das Indusium sich gerade zu schließen beginnt, entscheidet es sich, ob ein Sporokarp zu einem weiblichen oder männlichen Sorus wird. Es können nämlich in beiden Fällen direkt unter der ersten Sporangiumanlage seitliche Aussprossungen entstehen (Textfig. 2 *a* und *b*) (Pfeiffer, 1907, Fig. 9—11 und

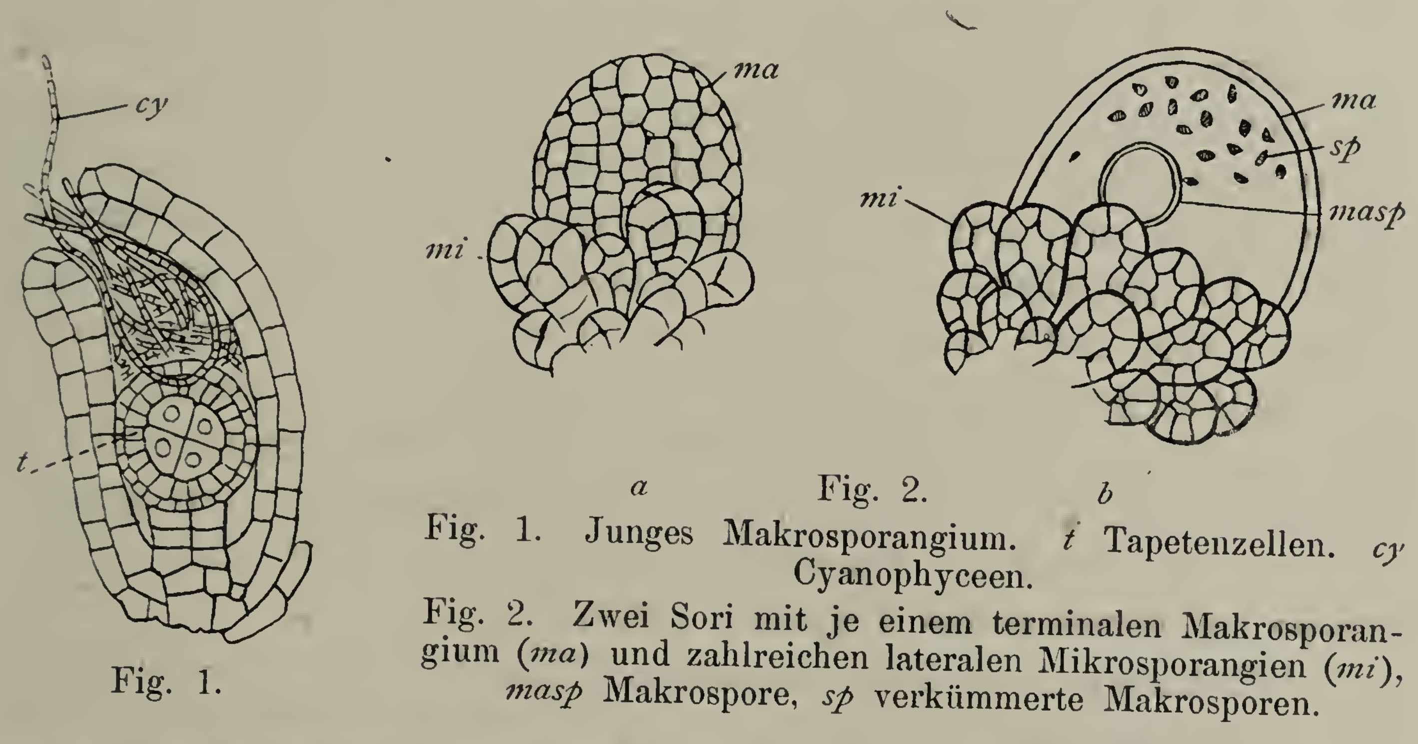


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1. Junges Makrosporangium. *t* Tapetenzellen. *cy* Cyanophyceen.

Fig. 2. Zwei Sori mit je einem terminalen Makrosporangium (*ma*) und zahlreichen lateralen Mikrosporangien (*mi*), *masp* Makrospore, *sp* verkümmerte Makrosporen.

Goebel, Organographie, Fig. 448, vergl. dagegen nebenstehende Fig. 1), die anfänglich der Anlage des ersten Sporangiums durchaus gleichen. Bei der Weiterentwicklung zeigt sich, daß die Anlage des ersten Sporangiums am Scheitel der Kolumella und die neuen seitlich aussprossenden Anlagen in korrelativen Beziehungen zueinander stehen. Entweder entwickelt sich die terminale Sporangiumanlage nicht, dann wachsen die seitenständigen stark und bilden sich in basipetaler Reihenfolge zu langgestielten männlichen Sporangien aus; oder aber das endständige Sporangium kommt zur Entwicklung, dann wird aus ihm ein Makrosporangium und die lateralen Anlagen verkümmern. (Vgl. auch Strasburger 1889, pag. 8 und Goebel, Organogr., pag. 669).

Campbell (1893) faßt allerdings die Verhältnisse anders auf. Seiner Ansicht nach sind die Sporangien alle eingeschlechtig. Die nicht entwickelte soeben beschriebene erste Sporangienanlage ist nach ihm

ein Mikrosorus, das sterile Ende eine Kolumella, und die seitlichen unentwickelten Sporangienanlagen in dem Makrosorus entsprechen verkümmerten weiblichen Sporangien. In Wirklichkeit ist aber, wie Pfeiffer gezeigt hat, in dem Mikrosorus keine sterile Kolumellaspitze, sondern eine richtige Makrosporangiumanlage vorhanden, und nur dadurch, daß oft in den Hohlraum desselben von der Kolumella aus konfervoide Fäden einwachsen, wird der Anschein eines soliden Gewebes erweckt. Wenn dem aber, wie ich bestätigen kann, so ist, dann fällt auch für Campbell der Grund weg, die Makrosori für einhäusig zu erklären. Denn Campbell gibt selbst an (1893, pag. 159), daß der Zellteilungsmodus für alle seitlichen Anlagen derselbe ist. Als weiteres Argument gegen Campbell kann ich noch hinzufügen, daß ich zwei reife zwittrige Sori gefunden habe; eines mit einem terminalen Makrosporangium und einigen lateralen Mikrosporangien und ein zweites mit zwei vollentwickelten Makrosporangien und einem gestielten männlichen Sporangium. Da das eine dieser beiden Makrosporangien terminal, das andere lateral war, darf man annehmen, daß die seitlichen Sporangienanlagen zu männlichen und zu weiblichen Sporangien auswachsen können. Das heißt aber mit anderen Worten, daß der jetzige eingeschlechtlige Zustand aus einem einhäusigen hervorgegangen ist. Dazu kommt nun noch, daß die Makro- und Mikrosporangien in den Jugendstadien ziemlich weitgehend — bis zur Bildung des Tapetenplasmodiums (s. unten) — übereinstimmen, so daß auch diese beiden Organe auf gemeinsamen Ursprung weisen.

Wir haben somit den interessanten Fall, daß wir bei einer Farnpflanze aus den morphologischen Verhältnissen nachweisen können, daß

1. ursprünglich nur einerlei Sporangien vorhanden waren, daß dann im Laufe der phylogenetischen Entwicklung
2. später die Differenzierung in Mikrosporangien und Makrosporangien innerhalb eines Sporangiums stattfand, und daß schließlich
3. eine weitere Trennung in Sporangien mit nur weiblichen und nur männlichen Soris eintrat.

In ähnlicher Weise hat sich neuerdings Goebel, auf Grund vergleichender Untersuchungen, über die Geschlechtsverhältnisse von Azolla ausgesprochen (1910), und Shattuck (1910) hat bei Marsilia experimentell festgestellt, daß Mikrosporangien dazu veranlaßt werden können eine ihrer Sporenanlagen zu einer Makrospore umzubilden, die übrigen verkümmern zu lassen und die Makrosporen dazu, die Mehrzahl ihrer Sporenanlagen zu Mikrosporen zu entwickeln.

2. Entwicklung des Periplasmodiums.

Das Sporangium entsteht, wie schon erwähnt, aus einer dreiseitigen Scheitelzelle, von welcher durch eine der Oberfläche parallel laufende Wand eine flache Zelle nach dem Scheitel zu abgeschnitten wird. Aus letzterer und den übrigen flachen, die ursprüngliche Scheitelzelle begrenzenden Zellen wird die Wand des Sporangiums gebildet. Nacheinander treten nun in der tetraedrischen Zentralzelle der Sporangiumanlage perikline Wände auf, welche eine einfache Zellschicht zwischen die Sporangiumwand und die Zentralzelle einschalten. Diese Schicht zerfällt weiterhin durch eine Anzahl antikliner Wände in die eigentlichen Tapetenzellen (Textfig. 1 *t*). Letztere liegen also im Gegensatz zu Equisetum in regelmäßiger einfacher Schicht, die scharf von der Sporangiumwand und von den Sporenmutterzellen abgesetzt ist (Campbell 1893, Pfeiffer 1907).

Die Sporenmutterzellen gehen aus der Zentralzelle des Sporangiums hervor. Diese zerfällt zuerst durch zwei aufeinander senkrecht stehende Wände in vier Kugelquadranten; letztere bleiben aber nur kurze Zeit im Verband, dann lösen sich die Mittellamellen und die isolierten Protoplasten runden sich ab.

Fusion der Tapetenzellen.

Gleichzeitig mit den Wänden der Sporenmutterzellen werden auch die Wände der Tapetenzellen aufgelöst. Damit beginnt der Prozeß, der für das Folgende von besonderer Wichtigkeit ist, nämlich die Bildung des Periplasmodiums. Zunächst ist bei der Untersuchung von Schnitten durch dieses Stadium bloß festzustellen, daß mit der Auflösung der Tapetenzellenmembranen die Grenzen zwischen den einzelnen Tapetenprotoplasten nach und nach ganz verschwinden. Aus den zahlreichen Individuen entsteht somit durch Fusion ein einziger neuer Protoplast, der die Sporenmutterzellen mantelförmig umhüllt. Daß dieser Protoplast nicht nur lebend, sondern auch in spezifischer Weise tätig ist, wird aus zahlreichen später anzuführenden Beobachtungen hervorgehen. Zunächst sei nur bemerkt, daß das jugendliche Plasmodium von wasserheller Beschaffenheit ist, also das Bild eines normal lebenden Plasmas bietet. An fixiertem Material kann man weiter feststellen, daß das Tapetenplasma sich von dem Plasma der Tapetenmutterzellen unterscheidet. Jenes speichert Hämatoxylin nur schwach, erscheint daher stark graublau, während sich das Plasma der Sporenmutterzellen und der Sporangiumwand als intensiv blaugefärbte Masse scharf von ihm absetzt (Taf. XIV, Fig. 1). Aus dieser Verschiedenheit der Färbung

läßt sich folgern, daß die beiden Protoplasmaarten in bezug auf ihre chemischen Eigenschaften schon voneinander abweichen, obwohl beide sehr jungen Ursprungs sind. In dem Maße als die Archesporzellen sich bei der Weiterentwicklung voneinander lösen, drängt sich das Plasmodium von allen Seiten her zwischen die abgerundeten Sporenmutterzellen. Die Kerne beteiligen sich vorerst nicht an dieser Wanderung, sondern bleiben im peripherischen Plasmodium zerstreut liegen. Bis zu diesem Jugendstadium stimmen Makro- und Mikrosporangien, soweit äußerlich erkennbar, in ihrer Entwicklung miteinander überein.

Vermehrung der Plasmodiumkerne.

Nach dem Verhalten von Equisetum, wo eine bedeutende Zunahme der Kerne durch Fragmentation festzustellen war, konnte auch bei Azolla eine Vermehrung der Plasmodienkerne erwartet werden. Nach Ausbildung der Massulae ist dies nun nicht mehr festzustellen, da die übrigbleibenden Kerne in dünne Plasmaplatten eingeklemmt und schon zum größten Teile zerfallen sind. Vergleicht man aber ein Stadium, in dem eben das Plasmodium gebildet ist und anfängt zwischen die Sporenmutterzellen einzudringen, mit einem Sporangium, in dem die Tapetenzellen noch regelmäßig nebeneinanderliegen, so lehrt schon der Augenschein, daß Kernvermehrung stattgefunden hat. Zählungen der Kerne in einem Mikrotompräparat ergaben für das jugendliche Stadium ungefähr 34, 36 bzw. 42 Kerne, für das Plasmodium zur Zeit der Sporenmutterzellbildung dagegen 130, 148 bzw. 172 Kerne. Die Kerne der Tapetenzellen sind übrigens außerordentlich charakteristisch und können weder mit denjenigen der Sporangiumwand noch mit den Sporenmutterzellkernen verwechselt werden. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß sie aussehen wie große Bläschen mit dunkler Kontur, aber ohne Inhalt, abgesehen von einigen zarten Gerinnseln, und zwei bis drei Nukleolen. Sie haben ungefähr den vierfachen Durchmesser der Kerne der Sporangiumwand und unterscheiden sich von denen der Sporenmutterzellen besonders durch ihre Chromatinarmut. Nach der Vermehrung haben die Plasmodiumkerne etwa den halben Durchmesser der Tapetenkerne, machen also einen ganz bedeutend kleineren Eindruck. Während vorher mehrere Nukleolen vorhanden waren, ist jetzt stets nur noch einer übrig, also umgekehrt wie bei dem Equisetumplasmodium; der Inhalt der Kerne dagegen ist ebenso blaß wie vorher.

Ob diese Plasmodienkerne aus den Tapetenkernen durch karyokinetische Teilung oder durch Fragmentation entstanden sind, gelang nicht festzustellen. So viele Präparate auch durchmustert wurden, niemals

kam eine Karyokinese oder eine Fragmentation zur Beobachtung, übrigens auch keine langausgezogenen Kerne, wie sie sich bei Equisetum so häufig finden. Trotzdem ist es wahrscheinlich, daß die Kerne sich auf direktem Wege vermehren, und zwar nicht nur aus Analogie mit den Plasmodiumkernen der Equiseten, sondern auch, weil in den Stadien, in welchen die Plasmodiumbildung beginnt und die Tapetenzellen anfangen sich voneinander zu trennen, mehrere Kerne in den Tapetenzellen gefunden wurden, die so dicht beieinander lagen, wie man es sonst nur bei amitotischer Teilung findet.

3. Entwicklung der Massulae in den Mikrosporangien.

Bei den Mikrosporangien bleiben nun die Archesporzellen noch eine zeitlang miteinander verbunden, bis sie durch weitere Teilungen in 16 Spormutterzellen zerfallen. Zwischen diese dringt dann das Periplasma mehr und mehr ein und umschließt bald sämtliche, manchmal noch in Gruppen zusammenhängende Sporenmutterzellen. Die ganze Nahrungsaufnahme für die Sporenmutterzellen wird von nun ab durch das Periplasmodium vermittelt. Die Weiterbildung der Sporen beginnt damit, daß die Sporenmutterzellen durch Tetradenteilung in je vier Sporen zerfallen, so daß in einem Mikrosporangium im ganzen 64 Sporen zur Anlage kommen. Die Sporen liegen nach ihrer Isolierung zuerst vollständig gleichmäßig im Plasmodium verteilt (Textfig. 3*a* u. *b*). Man wird annehmen müssen, daß die Verteilung der Sporen durch die Regulierung der Lage der Vakuolen geschieht, in denen die Sporen liegen, daß also durch besondere Bewegungsvorgänge innerhalb des Periplasmas die Regelmäßigkeit der räumlichen Anordnung herbeigeführt wird. Die Sporenvakuolen sind in den frischen Präparaten als scharfe

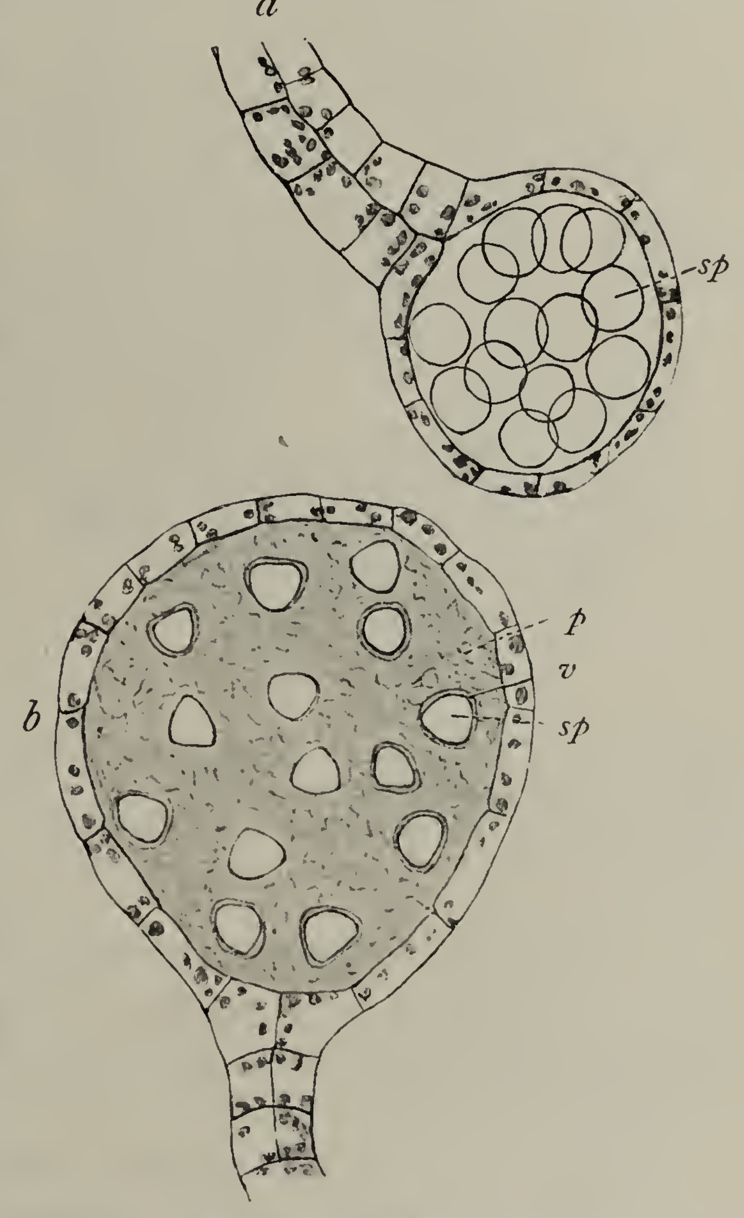


Fig. 3. Zwei junge Mikrosporangien. *sp* Sporen. *v* Vakuolen, in denen die Sporen liegen. *p* Periplasmodium.

zarte Konturen zu erkennen, die sich von den tetraedrischen Sporen hier und da etwas abheben (Textfig. 6). In dem fixierten Material haben sich letztere stark kontrahiert und zu kleinen Tetraedern zusammengezogen, während sich die Sporenvakuolen als große runde Blasen von den Sporen absetzen (Textfig. 2). Die Sporenmembranen sind dann schon teilweise hellgelb gefärbt, fangen also an, die spätere orangegelbe Farbe der Membranen auszubilden. Zur selben Zeit wie die Sporen werden auch die Kerne gleichmäßig durch das Plasmodium verteilt (Textfig. 4), eine Bewegung, bei der wahrscheinlich auch das Plasmodium der aktive, die Kerne der passive Teil sind. Man findet zwar ausnahmsweise Kerne, die spindelartig ausgezogen sind, diese Deformation hängt aber mit den Teilungsvorgängen zusammen — wie das bei Equisetum gezeigt wurde — und kann nicht als Zeichen amöboider Bewegung gedeutet werden. Auch hier ließ sich an lebendem Material der Vorgang nicht beobachten, da die Kerne in diesem Zustand ebenso klar und wasserhell sind, wie das intakte Plasma und daher erst nach dem Absterben oder Fixieren erkennbar werden.

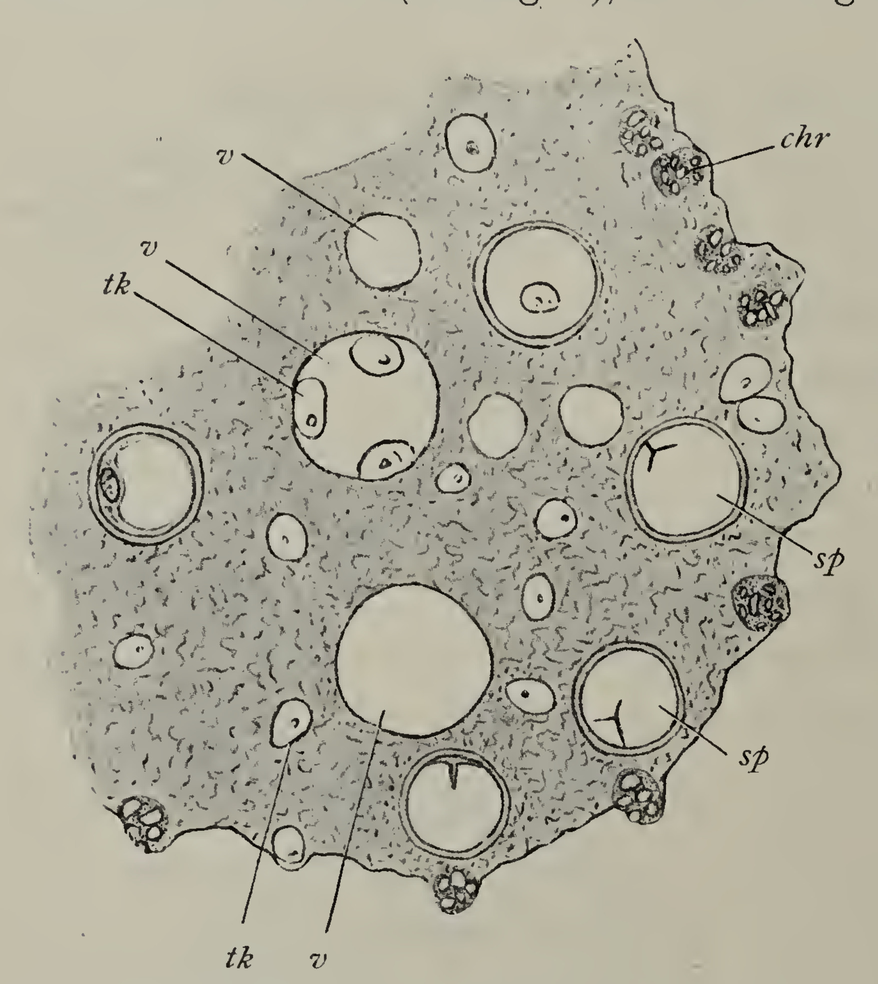


Fig. 4. Junges, durch Zerdrücken des Mikrosporangiums freigelegtes Periplasmodium. *sp* Sporen. *tk* Kerne des Periplasmodiums. *v* Vakuolen, die beim Befreien des Periplasmodiums entstanden sind.

Die Sporenmembranen nehmen währenddessen intensivgelbe Färbung an, d. h. sie sind sehr resistent, vielleicht auch schwer durchlässig geworden und liegen wie Fremdkörper in dem Plasmodium.

Bildung der Massulavakuolen.

Die Massulae werden in Vakuolen gebildet, die wir als Massulavakuolen bezeichnen wollen. Die Entstehung dieser Vakuolen wird durch weitere Bewegungen im Plasmodium eingeleitet, die im wesentlichen vom Zentrum nach der Peripherie zu gerichtet sind und dazu führen, daß die Sporen aus ihrer zerstreuten Anordnung schließlich

alle an der Perpherie des Plasmodiums in ziemlich gleichen Abständen voneinander liegen (Textfig. 5 *b* u. Taf. XIV, Fig. 3). Mit diesen zentrifugalen Bewegungen stehen wahrscheinlich radial verlaufende faserartige Strukturen in Beziehung, die noch nach Abschluß der peripheren Verlagerung der Sporen in dem zentralen Plasma fixierter Sporangien aufgefunden werden. Auch die Plasmodiumkerne lassen in diesem Stadium die zentrifugal gerichtete Plasmabewegung erkennen. Sie sind in radialer Richtung in die Länge gezogen und nach dem Zentrum zu ein wenig spindelartig verlängert, während das dicke abgerundete Ende nach außen gewendet ist (Taf. XIV, Fig. 4).

Der kugelartige Raum, den das Plasmodium einnimmt, vergrößert sich im Laufe der Entwicklung ganz bedeutend (Taf. XIV, Fig. 4), sein Durchmesser wächst von ca. 0,05 mm auf ca. 0,20 mm, dem Volumen nach also ungefähr um das 600 fache. Es geht daraus hervor, daß eine außerordentlich lebhafte Stoffaufnahme und ein bedeutender Stoffumsatz in dem Plasmodium stattfindet. Dieser Stoffwechsel steht zweifellos zum Teil im Dienste der sehr merkwürdigen formativen Tätigkeit, die sich weiterhin in dem Plasmodium abspielt.

Die Sporen, die ursprünglich im Plasma gleichmäßig verteilt waren (Textfigur 5 *a*, Taf. XIV, Fig. 2), wandern, wenn das Sporangium eine gewisse Größe erreicht hat, nach der Peripherie des Periplasmodiums, wo sie dicht an der Sporangiumwand, in annähernd gleichen Abständen verteilt sind, und anfangs in Vakuolen liegen, die eng an die Sporen

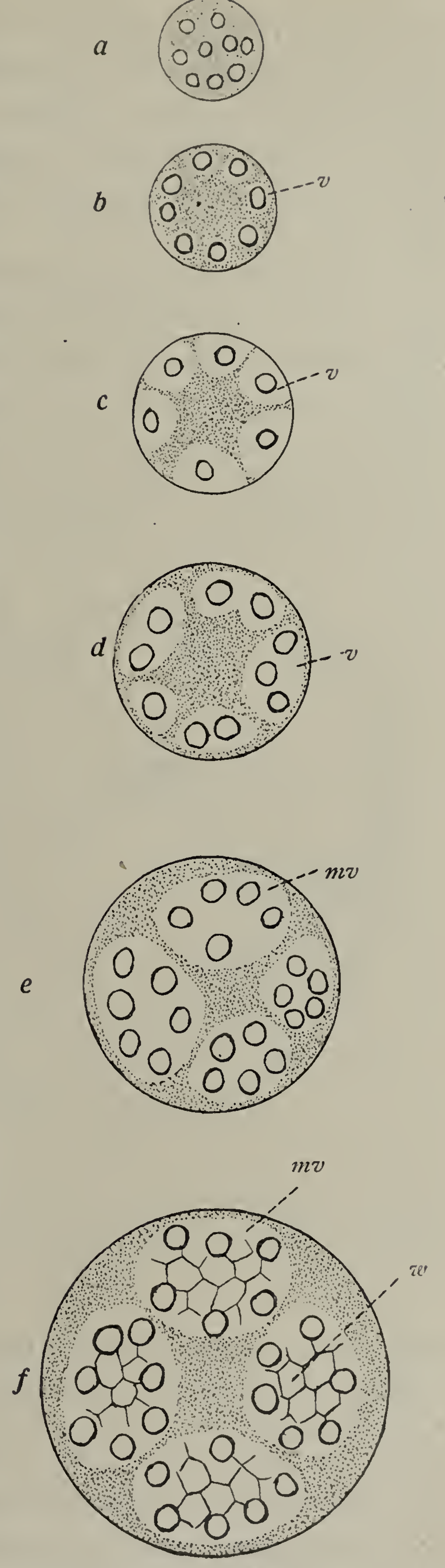


Fig. 5. Schema der Massulabildung. *v* Vakuolen, in denen d. Sporen liegen. *mv* Massulavakuol. *w* Massulawaben.

anschließen (Textfig. 5*b*, Taf. XIV, Fig. 3). Allmählich sammelt sich um die einzelnen Sporen eine Flüssigkeit, die in lebenden Sporangien glashell und homogen erscheint. Infolgedessen wachsen die Vakuolen um die einzelnen Sporen beträchtlich, bis sie schließlich nur noch durch dünne Plasmalamellen voneinander getrennt sind (Textfig. 6, Taf. XIV, Fig. 4).

Diese Vakuolen verschmelzen zuerst zu zweien, dann zu dreien usw. miteinander (Textfig. 5*d*), bis schließlich nur noch 5—8 große ellipsoidische Vakuolen übrig bleiben, deren jede 8—12 Sporen umschließt (Textfig. 5*e* und *f*). Eine Vakuolenbildung hat schon Strasburger beobachtet und in ähnlicher Weise geschildert. Er schreibt in seiner Abhandlung über die pflanzlichen Zellhäute, in der er gerade auf die Bildung der Azolla-Massulae besonderes Gewicht legt (1898, S. 545) folgendes: „Während das Mikrosporangium an Größe zunimmt, beginnen unbestimmte Waben des alveolar gebauten Zytoplasmas des Plasmodiums sich zu vergrößern und schwellen zu mehr oder weniger ansehnlichen Kammern an. Im kleinwabigen Zytoplasma zwischen diesen Kammern liegen die Zellkerne verteilt (Fig. 17, Taf. XV). Dann beginnt das Plasmodium um die einzelnen Sporen eine glashelle Flüssigkeit auszuscheiden. Da sich diese Flüssigkeit nicht tingiert, so kommt jede Spore in eine farblose Blase zu liegen. Diese Blasen nehmen an Größe zu, stoßen aufeinander, verschmelzen in Mehrzahl, verdrängen das Plasmodium an die Mikrosporangiumwand sowie den zwischen ihnen zurückbleibenden Raum. In dem so verdrängten Plasmodium schwinden die großen Kammern und es läßt sich annehmen, daß es ihr Inhalt war, der sich in den Blasenräumen sammelte. Die Verschmelzung der um die einzelnen Sporen angelegten hellen Räume schafft so viel größere Blasen, als Massulae in dem Mikrosporangium ersetzt werden sollen“.

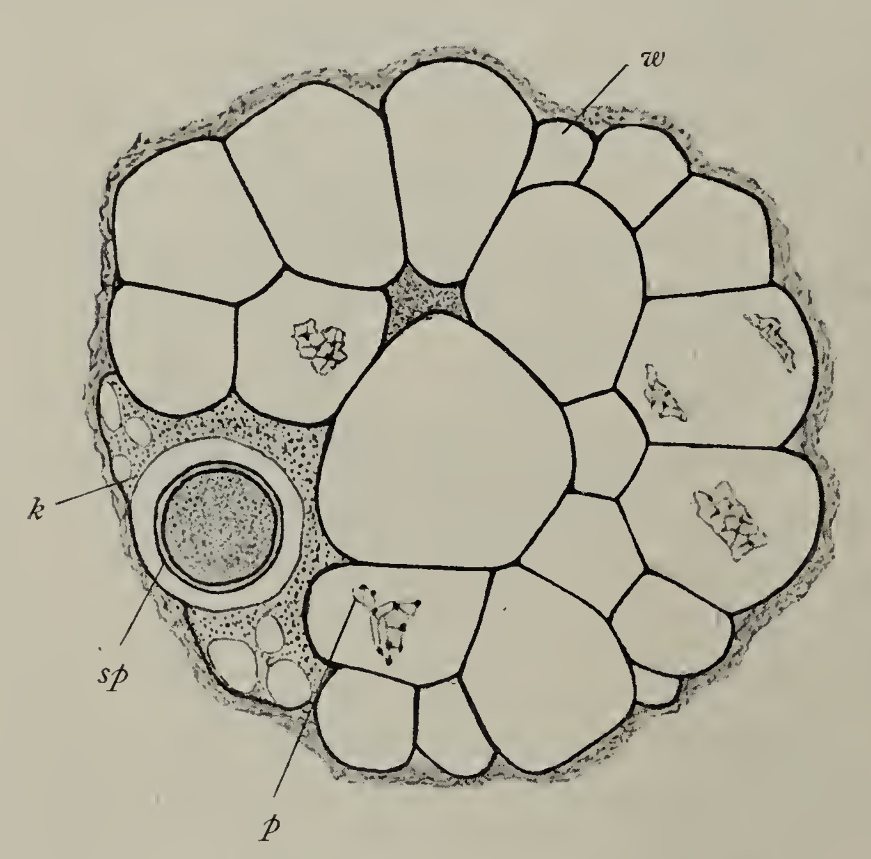


Fig. 6. Querschnitt durch eine reife Massula. *sp* Spore in einer körnigen Masse *k*. Bei *p* in den Waben plasmatische Inhaltsreste.

Wenn wir vorerst nur die Tatsache betrachten, daß jede Vakuole gleich viele Sporen enthält, so erscheint diese an sich schon sehr merkwürdig. Man fragt sich vergeblich, welcher Art die Kräfte und Regulationen in den Plasmodien sind, die das Gleichgewicht in der Verteilung von solchen „Fremdkörpern“, wie es die Sporen für das Plasmodium sind, bewirken. Das sind Vorgänge, bei denen es sich nur um Bewegungs- oder Gleichgewichtserscheinungen handeln kann. Über die dabei wirksamen, treibenden und regulierenden Kräfte der Protoplasten lassen sich keinerlei morphologische Anhaltspunkte gewinnen. Es steht aber fest, daß die Kerne des Periplasmas nicht beteiligt sind. Denn erstens werden die Plasmodiumkerne selbst passiv um die entstehenden Vakuolen herumgeführt. Sie finden sich anfangs alle in dem zentralen Plasma zusammengehäuft, werden von dort aus, wie schon geschildert, teilweise nach der Peripherie gezogen und liegen zuletzt nach allen Richtungen hin durch das Plasma zerstreut, teils außerhalb der Massulavakuolen, teils in dem zentralen Plamodiumzwickel zwischen denselben. Zweitens ist die Anordnung der Tapetenkerne in dem Periplasmodium völlig regellos. Da sie sich also fortwährend verschieben und dabei niemals eine regelmäßige Gruppierung zeigen, können sie schlechterdings nicht die zeitlichen oder räumlichen Stützpunkte sein, von denen die raumordnenden Kräfte des Plasmodiums ausgehen.

Beim Öffnen eines jugendlichen lebenden Sporangiums in physiologischer NaCl-Lösung zeigt sich, daß eine verhältnismäßig sehr dicke Lage Plasma um die Massulae vorhanden ist. Dies Plasma erscheint grobkörnig und umschließt außer den Periplasmakernen noch eine Anzahl blaßgrüner Chloroplasten (Textfig. 4), die mehrere Stärkekörner enthalten. Die Körner geben mit Chlorzinkjod weinrote Färbung, sind also nicht reine Stärke, sondern eine Art Amylodextrin. Obgleich dies Periplasma den einzelnen Massulis eng anliegt, ist es doch nicht etwa in soviel selbständige Teile geteilt, als Massulae vorhanden sind, sondern besteht nur aus einer einzigen, einheitlichen Plasmamasse. Dies zeigt sich beim Befreien des lebenden Sporangieninhalts. Hierbei tritt in physiologischer Kochsalzlösung das Plasmodium des Mikrosporangiums als zusammenhängende, turgeszente, von scharf abgegrenztem Häutchen umgebene Masse aus. Die Einheitlichkeit des Periplasmodiums ergibt sich auch aus fixierten älteren Objekten. Wenn sich hier die jungen Massulae unter dem Einfluß des Fixierungsmittels stark kontrahiert haben, läßt sich leicht feststellen, daß der umhüllende Periplasmamantel, der weit von den Massulis absteht, eine einzige Plasmamasse bildet, die in ihrem inneren Bau keinerlei Abgrenzungen aufweist.

Bildung der Vakuolenmembran.

Die formative Tätigkeit des Periplasmas kommt nun weiter darin zum Ausdruck, daß es um die Massulaevakuolen eine zwar sehr feine, aber doch feste Membran ausscheidet, die man als Vakuolenmembran bezeichnen muß. Werden die Vakuolenblasen nach dem Herauspräparieren aus dem Sporangium verletzt, so können die Sporen durch Wasserzusatz zum Teil aus der Blase herausgeschwemmt werden, ohne daß die Blasenwand zusammenfällt. Die Wand ist scharf konturiert, läßt aber mit Immersion eine feinkörnige Beschaffenheit erkennen, d. h. die Kontur der Blase scheint aus lauter aneinander gereihten Körnchen zu bestehen. Aus der eben angeführten Festigkeit der Membran ergibt sich, daß diese Körnchen fest miteinander verbunden sein müssen, daß also die Vakuolenhaut aus einer homogenen Grundsubstanz besteht, die durch feinste Körnchen dicht punktiert ist. Mit Chlorzinkjod färbt sich die Membran anfangs genau in derselben Weise gelblich wie der plasmatische Inhalt. Man hat danach die Membran als Plasmamembran aufzufassen.

Innerhalb der Vakuole wird nun im Verlauf der weiteren Entwicklung das Netzwerk schaumartiger Struktur, in dem die Sporen eingebettet sind, die Zwischenmasse Strasburger's, gebildet.

In dem lebenden Sporangium erscheint der Vakuoleninhalt wasserklar und vollständig homogen und läßt auch mit Immersion keinerlei Trübung erkennen. Auch gallertiger Inhalt, den Strasburger (1898, pag. 546) nach dem Zerdrücken der Blasen in Wasser auftreten sah, konnte nicht direkt nachgewiesen werden; dagegen fehlen zweifellos, entgegen den Angaben Strasburger's, innerhalb der Vakuolen stets die Kerne und die Stärkekörnchen. Der Inhalt der Vakuolen dürfte danach aus gelösten Substanzen bestehen. Daß sich unter diesen eine Menge eiweißartiger Stoffe befinden, zeigt sich bei der Fixierung. Hierbei bilden sich nämlich feinflockige Gerinnsel, die mindestens zweierlei Kolloide enthalten. Eines derselben scheidet sich in Form feiner netzartig aneinanderhängender Fäden aus, das zweite in Gestalt feiner körnchenartiger Einschlüsse in diesen Fäden (Textfig. 3 und Taf. XIV, Fig. 4). Die Fäden selbst speichern Hämatoxylin nur schwach, während die Körnchen den Farbstoff sehr fest zurückhalten. Diese Inhaltsbestandteile der Vakuolen hat Strasburger übersehen, und ist wohl dadurch zu der Annahme geführt worden, daß das Zytoplasma, wenn ich die Angabe recht verstehe, direkt als geformte schaumige Masse event. in Form der späteren Massulaewaben von dem Periplasmodium her einwandert. Strasburger schreibt (1898, pag. 546): „Die Einwanderung vollzieht sich der Haupt-

sache nach von dem stärkeren plasmodialen Belage aus, der sich an der Mikrosporangiumwand befindet. Die Waben der an die Blase angrenzenden Zytoplasmaschicht schwellen dann zu noch bedeutenderer Größe an, als es diejenige war, welche die Kammern des Plasmodiums zwischen den Sporen vor Beginn der Blasenbildung zeigten, und dringen gleichzeitig in die wenig konsistente Gallertmasse der Blasen vor. Sie nehmen so den Blaseninhalt, den sie zuvor ausgeschieden hatten, jetzt wieder in sich auf. Man kann die Zytoplasmakammern solchermaßen in den Blasenraum vorrücken sehen, oder richtiger gesagt, in den Präparaten verschiedener Stadien auffinden, welche die Blasen mehr oder weniger tief von den Zytoplasmakammern durchsetzt zeigen".

Ein solcher Einwanderungsprozeß von schaumigem Zytoplasma ist unwahrscheinlich, weil die Massulablasen, wie oben gezeigt, von einer ziemlich derben Vakuolenhaut umgeben sind. An dieser Haut sind sogar schon die Anlagen der Glochidien vorhanden, wenn noch von Maschen innerhalb der Blasen nichts zu sehen ist, ein Zeichen dafür, daß tatsächlich die Massulablase schon eine Struktur und beträchtliche Dichte besitzt, so daß man ohne zwingenden Grund nicht annehmen kann, daß geformte Zytoplasmateile in großen Mengen durch sie hindurchwandern. Ein zwingender Grund ist aber keineswegs vorhanden und auch sonst keinerlei Andeutung dafür, daß wirklich strukturiertes Plasma einwandert. Dagegen kann man wohl annehmen, daß die Substanzen, welche die Fäden und die Körnchen bilden, in gelöster Form durch die Wand der Massulavakuole diffundieren, zumal in dem Maße, als die Vakuolen sich vergrößern, das Periplasma außerhalb der Vakuolen verschwindet.

Entstehung der Zwischenmasse.

Die Entstehung der Zwischenmasse ließ sich nicht an lebenden Sporangien verfolgen, weil hierin der Inhalt der jüngeren Massulae so gleichartig erscheint, daß überhaupt keine Differenzierungen wahrzunehmen sind. An fixiertem Material kann man feststellen, daß der eiweißartige Inhalt der Massulae anfangs in dicken, gerinnselartigen Flocken koaguliert und spärlich über den ganzen Innenraum der Massulablase verteilt ist. Die Flocken werden dann allmählich feiner und gleichmäßiger und nach einiger Zeit ist statt ihrer ein unregelmäßiges aber engmaschiges Netzwerk aus ziemlich dünnen Fäden zu sehen, die zahlreiche mit Hämatoxylin stark färbbare dicke Körnchen enthalten. Sehr auffallend ist dann der Unterschied zwischen diesem Plasmanetz und der Schaumstruktur des Periplasmodiums. Denn dieses

besteht, im Gegensatz zu dem eben geschilderten Bau der Massulagerinnsel, aus einem sehr zart spinnwebigen Gerüst mit kleineren und größeren Vakuolen und einer Menge äußerst feiner, nicht sehr stark färbbarer Körnchen (vgl. Taf. XIV, Fig. 4). Dieser Gegensatz bildet übrigens ein weiteres Indizium gegen die Annahme Strasburger's, daß das Zytoplasma des Periplasmodiums in die Gallerte der Massulablase zur Bildung der Wabenwände in geformtem Zustande einwandert.

An Stelle der feinen Massulagerinnsel entsteht nun eine Art grobschaumigen Gerüstes, dessen Kammern den späteren Waben entsprechen. Die Kammerwände dieses Gerüstes scheinen aus homogener protoplasmatischer Substanz aufgebaut (sie färben sich mit Jod gelb, mit Hämatoxylin blau). Bei starker Vergrößerung (Immersion bei Hämatoxylinpräparat) zeigt sich aber, daß die Maschen der Wände aus sehr feinen Fäden von heller gefärbter Substanz zusammengewebt sind, in denen dunklere Partieen liegen, die nicht oder kaum dicker sind als die Fäden (Textfig. 6). Aus diesen fädigen Kammerwänden entstehen dann die späteren homogenen scharf umrissenen Wabenwände. Eine restlose Umwandlung der ganzen Wabenwände, wie Strasburger angibt (pag. 547), findet dabei aber nicht statt. Denn es bleibt in den alten Massulis mit fertig ausgebildeten Waben noch plasmatischer Inhalt in jeder Wabe zurück, der bei schwacher Vergrößerung aussieht wie ein kontrahierter Protoplasmaschlauch in einer abgetöteten Zelle (Textfig. 6), der dagegen in Wirklichkeit aus einem feinen fädigen Netzwerk gebildet wird, das den Wabenwänden dicht anliegt. Zwischen solchen Fadensystemen liegt also die junge Wabenwand als anfangs homogene Lamelle. Später treten aber in dieser Lamelle Differenzierungen auf. Die fertige Wabenwand ist nicht homogen, sondern sie ist aus zwei sehr feinen und scharfen Lamellen zusammengesetzt, zwischen denen sich eine äußerst feinkörnige Substanz befindet. An manchen Stellen, besonders in der Umgebung von Sporen, weichen die beiden Lamellen auseinander. Dann geht die feinkörnige Mittelschicht in eine körnige Ausfüllungsmasse über, die bei relativ größerer Ausdehnung größere Schaumblasen und Vakuolen aufweist (Textfig. 6). Diese feineren Strukturen wären nicht der Erwähnung wert, wenn wir ihnen nicht bei den Makrosporen, dort aber in viel mächtigerer Ausbildung, wieder begegneten.

Aus dem Angeführten geht also hervor, daß die Massulablasen in ziemlich beträchtlichen Mengen eiweißartigen Inhalt aufnehmen und daß durch Vermittlung dieser Substanz das schaumartige Wabenwerk gebildet wird.

Bezüglich der chemischen Natur der Wabenwände sei nur folgendes bemerkt: In jüngeren Entwicklungsstadien gibt die Maschensubstanz eine Zeitlang Zellulosereaktion. Allerdings ist die Reaktion leicht zu übersehen, denn wenn man die Blasen mit Chlorzinkjod behandelt, erhält man nur eine dunkelgelbbraune Färbung. Erst wenn man nach einiger Zeit ein solches Präparat mit Wasser auswäscht tritt eine, und zwar eine sehr intensiv violette Färbung auf.

Die ausgewachsenen Wabenwände zeigen dann, wie auch Strasburger angibt, mit Jod oder Chlorzinkjod, auch nach vorheriger Behandlung mit KOH stets nur noch Gelbfärbung und erweisen sich gegen H_2SO_4 sehr widerstandsfähig. Sie bestehen somit aus einer kutinartigen Substanz.

Wachsen die Maschen der Massulae?

Die bisher beschriebenen Bewegungsvorgänge innerhalb des Plasmodiums, die Bildung der Massulaevakuolen, sowie der Wabenwände in deren Innern und schließlich die Kernvermehrung in den Periplasmodien lassen keinen Zweifel mehr darüber bestehen, daß das Periplasmodium einen lebenden, einheitlich funktionierenden Protoplasten darstellt. Zu diesen Feststellungen kommt nun als weitere Lebensäußerung die Tatsache, daß die Massulae im Laufe der Entwicklung eine beträchtliche Vergrößerung erfahren, d. h. daß sie wachsen. Schon der bloße Vergleich von jungen und alten Massulis legt die Vermutung sehr nahe, daß Wachstum stattfindet. Sicherheit ergab sich dann bei Messung der Maschengröße. Diese wurden an verschiedenen Massulis in der Weise vorgenommen, daß in annähernd isodiametrischen Maschen der kürzere Durchmesser gemessen wurde. Ich führe einige Zahlen an:

4	4	7	6	5	3	8
8	5	7	8	8	8	8
8	11	10	8			
12	11	14	12	10		
11	12	11	11	12	14	
14	12	11	13	15	10	

Maschen mit außergewöhnlich großem Durchmesser (20) wurden nicht gemessen. Ferner wurden Massulae zur Messung herausgesucht, die sich nicht merkbar kontrahiert hatten. Denn bei schlechter Fixierung an jungen Massulis zeigte sich oft starkes Zusammenschrumpfen, das an einer Zerknitterung der Wabenwände zu erkennen war.

Die Zahlen der beiden ersten Reihen — jüngere Massulae mit schon ganz scharfen Konturen der Maschen — zeigen, daß bis zur

Reife — die beiden letzten Reihen — die Durchmesser der Maschen sich fast verdoppeln.

Damit ist also ein Wachsen der Wabenwände festgestellt, das in keiner Weise dem Wachstum normaler Zellwände, sondern höchstens einem Wachstum von Wänden kernloser Zellen mit spärlichem plasmatischem Inhalt vergleichbar wäre.

Die Glochidien.

Wir haben bisher gesehen, daß das Wabenwerk der Massulae sich innerhalb einer großen Vakuole, der Massulavakuole entwickelt, die im Periplasmodium liegt. Auf der Außenseite dieser Vakuolen, die Produkte des Periplasmodiums sind, entstehen nun die für die Pflanzenwelt ganz ungewöhnlichen ankerförmigen Anhänge, die Glochidien. Mit der Bildung dieser Organe erreicht die formative Tätigkeit des Periplasmodiums ihren Höhepunkt. In gewisser Beziehung ist diese Tätigkeit derjenigen bei Bildung der Massulawaben analog, denn in beiden Fällen handelt es sich um Neubildung von Membrankörpern innerhalb des Periplasmodiums durch Vermittlung eines hautschichtartigen Organs.

Bau der Glochidien.

Der Bau der Glochidien ist von Strasburger folgendermaßen beschrieben worden (pag. 58): „Sie sind der Haut schmal inseriert ohne stets deutliche Beziehungen zu den unter ihr liegenden Hohlräumen . . . Diese Glochidien sind bei Azolla filiculoides einkammerig, bei A. filiculoides var. rubra im oberen Teile zwei bis dreimal septiert, wobei häufig die untersten Scheidewände unvollständig, nur als einseitige Leisten in das Lumen der Glochide vorspringen. Die Membran der Glochide ist farblos durchsichtig. An der Basis und am Scheitel sind die Glochidien einseitig zusammengedrückt, in ihrer Mitte etwas bauchig angeschwollen, an ihrer Spitze enden sie in einem ankerförmigen Köpfchen. Das Köpfchen und der flachgedrückte Fuß sind ihrer ganzen Masse nach fast ohne Lumen. Die Glochidien besitzen eine erstaunenswerte Elastizität. Solchen Pflanzen, die viele Dezennien lang getrocknet aufbewahrt worden waren, entnommen und ins Wasser gebracht, werden sie sofort turgeszent und stellen sich mehr oder weniger senkrecht auf die Massulae“.

Diese Beschreibung ist noch an zwei Punkten zu ergänzen: erstens in bezug auf den Ansatz an die Massulae, den Fuß, zweitens in bezug auf die chemische Reaktion.

Bau des Glochidienfußes.

Bei der auffallenden Erscheinung des Aufstehens der Glochidien mußte dem Bau des Glochidienfußes besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden. Man sieht zuweilen Bilder, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Glochidien durch ein langes stielrundes Fußstück mit der Zwischenmasse verbunden sind. Sorgfältige Untersuchung an gefärbten Präparaten — besonders Saffraninfärbung eignet sich dazu — ergaben mit Sicherheit, daß die Bilder nur die Profilansicht der Glochidien geben (Strasburger). Die Verbindung des Glochidienkörpers mit der Zwischenmasse wird durch eine bandförmige Fortsetzung der Glochide hergestellt, die nur von der Seite fadenförmig dünn erscheint. Wenn die Glochidien innerhalb des Sporangiums der Massula angedrückt sind, liegen sie stets mit der flachen Seite an. Die außerordentliche Elastizität kann man leicht feststellen, wenn man viel Wasser unter das Deckglas gibt, dann zittern die Glochidien senkrecht zur Fläche des Fußes auch ohne besondere Erschütterung lebhaft hin und her.

Chemische Beschaffenheit der Glochidien.

Um die Leistung des Periplasmodiums bei der Bildung der Glochidien richtig einschätzen zu können, müssen wir auch die chemische Natur dieser Anhänge genauer analysieren. Ihrer chemischen Beschaffenheit nach bestehen die Glochidien im großen und ganzen aus einer kutinartigen Substanz. Sie färben sich mit Sudanglyzerin schwachrötlich, mit Chlorzinkjod gelb, auch nachvorheriger Erwärmung mit KOH, während Jod allein nur sehr schwache Reaktion gibt. In ganz jungen Stadien werden die Glochidien, wie die Zwischenmasse, mit Chlorzinkjod noch gelb, sind also noch eiweißartiger Natur. Später konnte, wie bei der Zwischenmasse, vorübergehend Zellulosereaktion erhalten werden, wenn das Präparat nach Behandlung mit Chlorzinkjod mit Wasser ausgewaschen wurde; erst die erwachsenen Massulae zeigen überall Kutinreaktion. Übrigens gibt auch Mettenius (Linnaea 1897, pag. 271) an, daß sich die Glochidien mit $J + H_2SO_4$ konz. violett färben, während Strasburger (1873, pag. 60) wohl häufig, bei der Zwischenmasse aber nicht bei den Glochidien nach Zusatz dieser Reagentien violette Färbung auftreten sah.

Strasburger schreibt ferner, „daß sich die Glochidien . . . . besonders die verdickte Spitze mit Chlorzinkjod hellgelb färben“, und „daß nach Erwärmen mit KOH die Glochidien an den Spitzen hellbräunlich gefärbt“ wurden.

Der Unterschied zwischen Kopf und Körper der Glochidien ist in der Tat vorhanden und zwar ganz scharf ausgebildet. Bei eben fertiggestellten Glochidien erhält man mit Jodjodkalium schwach hellgelbe Färbung des Körpers und braungelbe des Stückes, das zwischen den beiden Ankerzähnen gelegen ist (Textfig. 7). Das letztgenannte Stück nimmt Hämatoxylin gar nicht auf, während die Ankerzähne blaßblau, die übrigen Teile dunkler werden; mit Saffranin färben sich Körper und Fuß intensiv rot, der Anker dagegen nur sehr schwach. In den leisen Anschwellungen der Ankerzähne bleiben zwei Stellen ungefärbt und erscheinen stark lichtbrechend, so daß der Eindruck erweckt wird, als sei dort ein luftleerer Raum vorhanden.



Fig. 7. Köpfchen einer Glochidie. *m* Mittelstück. *h* Hohlraum (?).

Wir erwähnen diese Differenzierungen absichtlich, obwohl sie an sich wenig Interesse beanspruchen, weil sie zeigen, daß die Glochidien nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch mehrfach differenziert sind.

Entwicklung der Glochidien.

Sehr viel Schwierigkeit bereitete die Untersuchung der Entwicklung der Glochidien. Bei fixiertem und eingebettetem Material konnte niemals irgend ein jüngeres Entwicklungsstadium aufgefunden werden, auch nicht nachdem die Entwicklung bekannt war; ebensowenig gelang es, die Bildung der Glochidien an Alkoholmaterial festzustellen. Deshalb haben auch weder Strasburger, der anscheinend nur Alkoholmaterial untersuchte, noch Campbell oder Pfeiffer, die nur Mikrotomschnitte durchmustert haben, die Entstehung der Glochidien beobachten können. Auch bei frischem Material kostete es viele vergebliche Mühe, ehe es gelang, der jüngeren Entwicklungsstadien habhaft zu werden.

So oft man Sporangien untersucht, in deren Zwischenmasse, auch wenn sie noch so jugendlich ist, das Maschenwerk deutlich zu erkennen ist, findet man nur vollständig fertig gegliederte Glochidien, so daß es den Anschein gewinnen könnte — und Strasburger hat auch diese Ansicht ausgesprochen — als ob die Gebilde sich in ihrer endgültigen Gestalt mit einem Male fertig aus dem Periplasma entwickelten. Auf den Gedanken kann man um so eher kommen, als die Glochidien stets an die Oberfläche der Massulae angelegt und somit in dem die Masssulae einhüllenden Plasma eingebettet sind. Diese Lage der Glochidien ergibt sich daraus, daß die Massulae den Raum des Sporangiums so sehr ausfüllen, daß gar kein Platz für nur einigermaßen abstehende

Anhangsorgane vorhanden ist. Erst wenn die Massulae aus dem Sporangium befreit werden, richten sich die Glochidien auf, und zwar geht bei reifen Sporangien die Aufrichtung so schnell vor sich, daß man glauben könnte, man habe die Glochidien vorher übersehen, und diese seien von vornherein senkrecht zur Massulaoberfläche gestellt gewesen. Nur bei jüngeren frischen Massulis findet man beim Öffnen der Sporangien die Glochidien noch durch die Periplasmahülle festgehalten und mehr oder weniger an die Massulae angedrückt. Das Aufrichten der Massulae findet in lebenden und in fixierten reifen Massulis mit gleicher Schnelligkeit statt, hängt daher nicht vom osmotischen Druck oder anderen Vorgängen, die an lebendes Plasma gebunden sind, ab, sondern nur von der elastischen Beschaffenheit und dem Bau des Glochidienfußes, der vermöge seiner hohen Elastizität federartig aufschnellt.

Um die Entwicklung der Glochidien verfolgen zu können, muß man Sporangien aufsuchen, in denen zwar die Massulavakuolen schon vorhanden, die Massulae aber noch ganz jung sind und keine Schaumstruktur zeigen. Die Oberfläche der Massulae, die wir schon als Vakuolenhaut bezeichnet haben, erweist sich darum bei Betrachtung mit homogener Immersion als äußerst fein punktiertes plasmatisches Häutchen, während das Innere der Massulavakuole, wie schon hervorgehoben, noch vollständig homogen und wasserhell erscheint.



Fig. 8. Vakuolenhaut einer jungen Massula-Vakuole, an der die Anlagen der Glochidien als schlauchartige Ausstülpungen zu sehen sind.

Gelingt es eine solche Blase im richtigen Stadium in physiologischer Kochsalzlösung zu isolieren, dann erkennt man bei Anwendung starker Vergrößerungen, daß sich aus der Vakuolenwand schlauchartige Ausstülpungen hervorheben. Die jüngsten beobachteten Stadien sind stets etwas flaschenförmig aufgetrieben (Textfig. 8); ältere zeigen die Anfänge des Kopfes als ungefähr spatelförmige Erweiterungen mit beginnenden Aussackungen nach unten, aus denen die Ankerhaken ent-

stehen (Textfig. 9). Der Kopf ist schon gleich von Anfang an seitlich etwas zusammengedrückt, nicht kugelig, wenn auch in seitlicher Ansicht etwas angeschwollen.

Die Anlagen der verschiedenen Glochidien entstehen an einer Massulablase, ungefähr, aber nicht genau zu gleicher Zeit, so daß man immer verschiedene, wenn auch nahe beieinanderliegende Entwicklungsstufen findet. Die ursprünglichen stumpfen Widerhaken schärfen sich schnell zu und biegen sich schließlich noch nach innen zurück. Dann erst tritt die Querwand auf, welche das Köpfchen von dem Ankerstiel abtrennt (Textfig. 13). Die jugendlichen Schläuche entstehen aus der Substanz der Vakuolenmembran und erscheinen als äußerst feinkörniges Plasmahäutchen, das sich bei Zusatz von Jod in gleicher Weise gelb färbt wie der übrige plasmatische Inhalt des Sporangiums. Anfangs sind sie noch ganz weich, so daß sie sehr leicht beim Präparieren deformiert werden (Textfig. 10). Sie müssen aber mit dem unter hohem Druck stehenden Inhalt der Vakuole gefüllt sein. Denn die einzelnen Massulablasen liegen innerhalb des Sporangiums so dicht aneinander, daß auch die Glochidienanlagen an die Oberfläche der Blase angedrückt wachsen. Trotzdem richten sich diese Anlagen bei Befreiung der Massulae sofort auf, was nur durch Zuhilfenahme eines hydrostatischen Druckes im Innern der Blase zu erklären ist, da der Fuß in diesem Stadium noch aus protoplasmatischer Substanz besteht. Ein solcher Druck ist hier um so leichter zu verstehen, als die Massulavakuole noch keine Maschen aus-

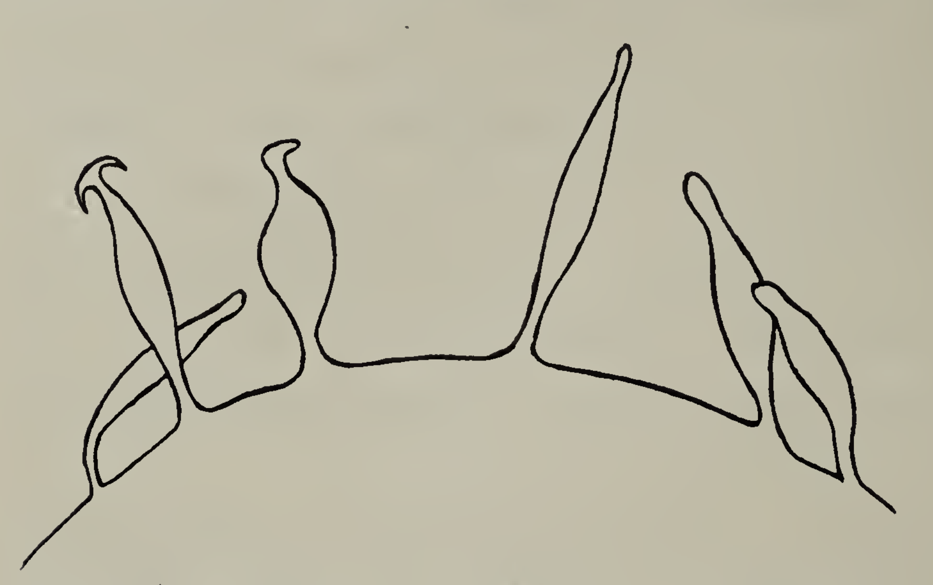


Fig. 9. Vakuolenhaut einer Massula in etwas älterem Stadium wie Textfig. 8.

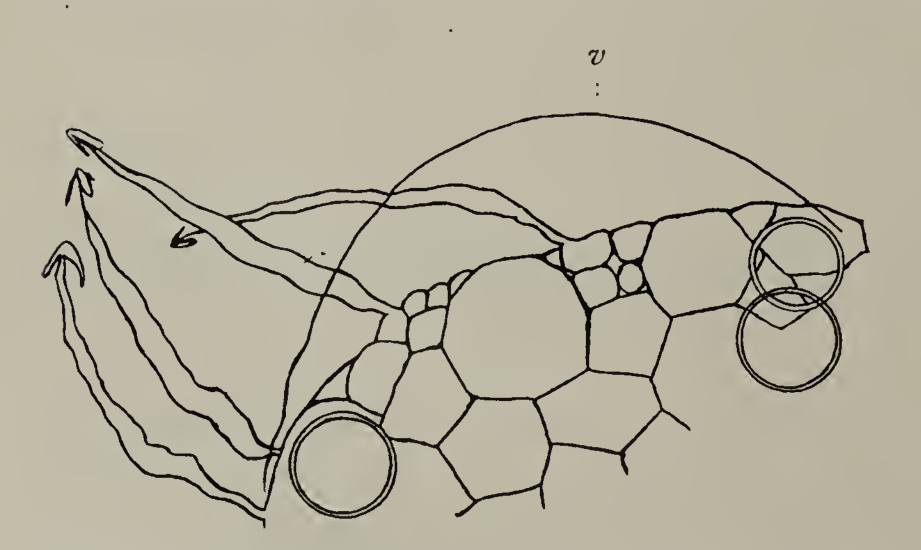


Fig. 10. Junge Massula mit Glochidien, deren Membranen noch nicht fest sind. *v* Hautschicht der Vakuole, in der die Massula liegt.

gebildet hat, also noch ganz mit Flüssigkeit angefüllt ist. Auch wenn die Anker am Köpfchen der Glochidien schon fertiggestellt und die Maschen schon ausgebildet sind, erweisen sich die Glochidien noch als

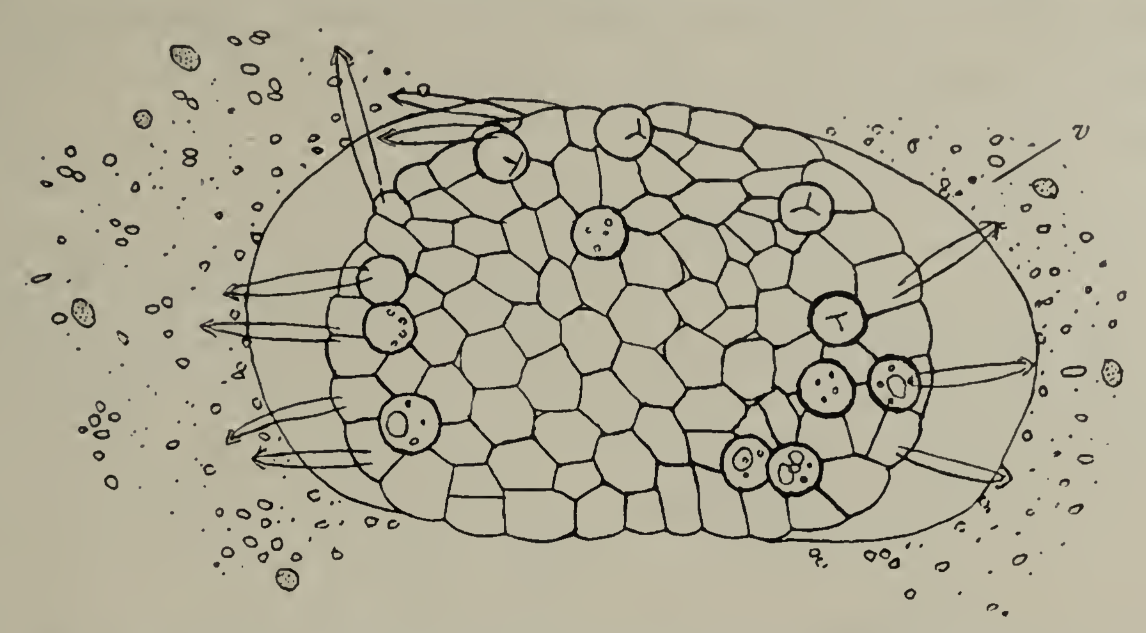


Fig. 11. Junge Massula. *v* Die Vakuolenhaut des Periplasmodiums, in der die Massula liegt, hat sich in Wasser weit abgehoben.

sehr weich und zeigen infolge der Präparation oft wellige Verbiegungen des Stieles oder der Widerhaken des Ankers (Textfig. 10).

Ursprünglich sind die Glochidien freie Ausstülpungen der großen Massulavakuolenhaut, die gebildet werden, wenn vom Netzwerk der Zwischenmasse noch nichts zu sehen ist. An den fertigen Massulis aber scheinen die Glochidien aus einer Schaumblase der Zwischenmasse hervorgewachsen zu sein (Textfig. 12). Diese Schaumblasen werden erst später durch Verbindungsstücke gebildet, die sich zwischen die Massulavakuolenhaut und die angrenzenden Waben einschieben. In einem Präparat ließ sich sehr schön beobachten, daß die äußerste Wabenschicht zuletzt gebildet wird. Die freigelegte Massulablase zeigte ein zartes feines Netzwerk im Innern als Anlage des Wabenwerkes, das noch nicht

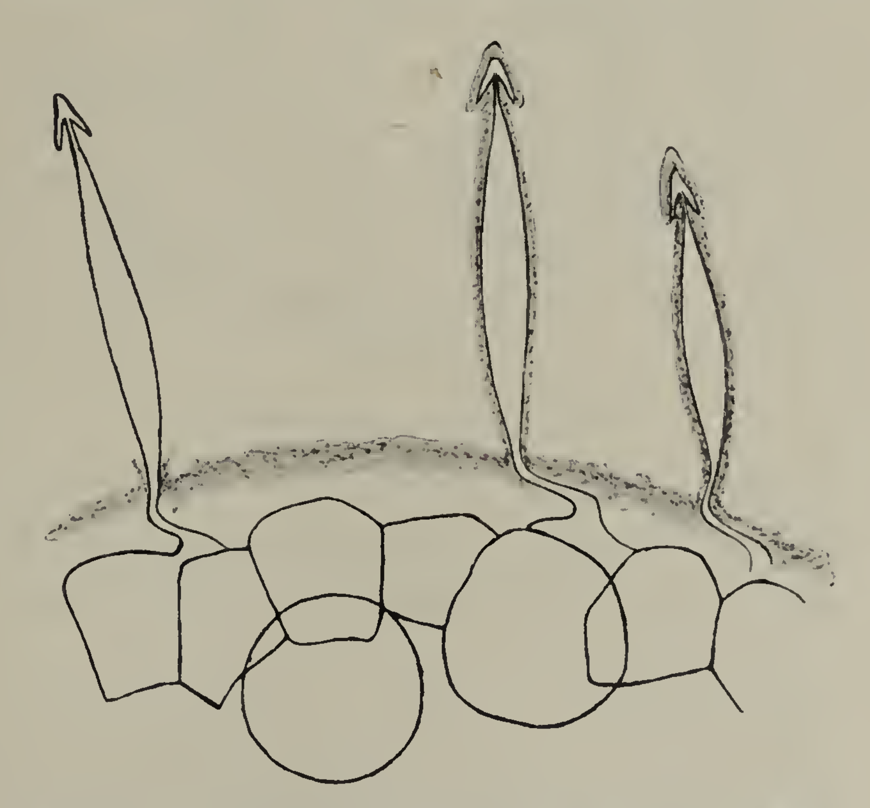


Fig. 12. Ältere Glochidienanlagen, die den Ansatz der Glochidien an die Waben zeigen.

bis an die Oberfläche der Massula reichte (Textfig. 13). Durch Druck des Deckglases wurde nun die äußere Massulablase aufgerissen, der Inhalt herausgedrückt und die Vakuolenhaut samt den Glochidienanlagen freigelegt. Der vorher sichtbare Teil der Netzwerke ging dabei übrigens vollständig zugrunde, war also in leicht zerstörbarer Form ausgeschieden gewesen.

Wachsen die Glochidien?

Um diese Frage zu entscheiden, wurden Massulae verschiedenen Alters mit Saffranin gefärbt, wobei die Glochidien besonders scharf hervortraten, in Kanadabalsam eingeschlossen und dann die Glochidien der verschiedenen Massulae gemessen.

jüngere Glochidien	23	19	28	22	23
	26	29	27	28	23
ältere „ „	33	32	36	34	
	31	37	33	35	

Daraus geht hervor, daß die Glochidien, nachdem sie ihre ankerförmige Gestalt erreicht haben, sich noch beträchtlich verlängern. Die Verlänge-

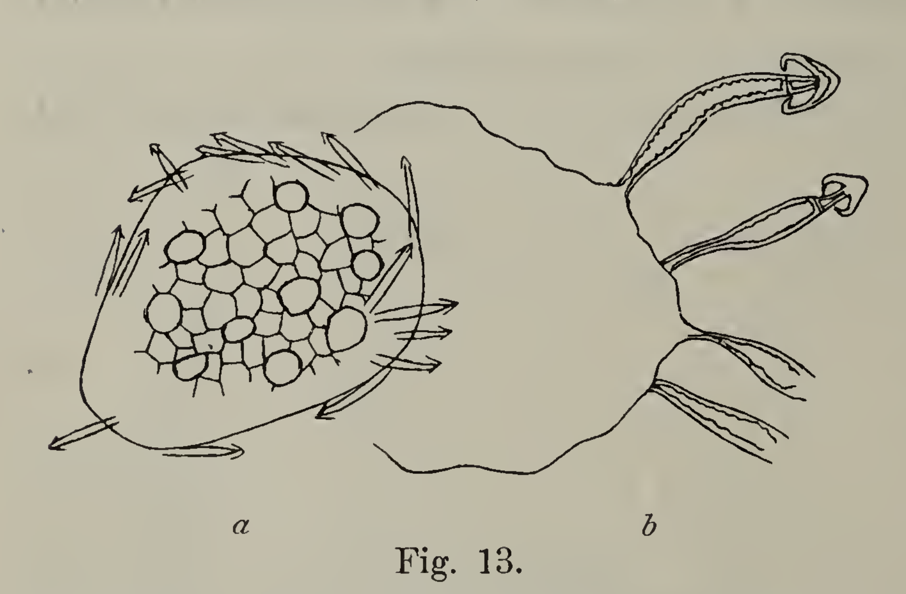


Fig. 13.

Fig. 13. *a* Junge Massula mit Glochidien und Wabenwänden. *b* Die Vakuolenhaut derselben Massula nach dem Zerdrücken im Wasser; stärker vergrößert. Die Waben sind verschwunden, in den Glochidien ist noch ein plasmatisches Häutchen sichtbar.

rung ist insofern verständlich, als die Glochidien nicht nur nach außen hin ganz in das Periplasma eingebettet sind, sondern auch noch lange Zeit feinkörnigen homogenen Inhalt führen, welcher den Rest des Plasmahäutchens, aus dem sie entstanden sind, darstellen dürfte und den plasmatischen Substanzen entspricht, die in den Waben der Zwischenmasse übrig bleiben. Meist sieht man im Innern der Glochidien auch noch tropfige Inhaltsbestandteile, die den alten Glochidien fehlen, also wohl beim Wachstum aufgebraucht werden.

Verhalten der Mikrosporen.

In der Zwischenmasse nahe der Oberfläche der Massula sind die Mikrosporen eingebettet. Strasburger gibt an, daß sie „eine einfache

ziemlich stark verdickte Membran" besitzen und daß sie meist auf der einen Seite noch drei Leisten erkennen lassen, die von ihrer tetraedrischen Teilung herrühren (1873, pag. 58). Ob die Mikrosporenmembranen später noch eine weitere Differenzierung erfahren, ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen, ist auch für unsere Zwecke nicht von Wichtigkeit. Erwähnt zu werden verdient aber, daß auch die Sporen, nachdem die Massulawaben fertig gestellt sind, noch wachsen. Es geht dies aus den folgenden Messungen hervor (die Zahlen jeder Serie stammen von Sporen verschiedener Sporangien):

1. Massulae noch ohne Waben	54	52	55	60	58	52	54	54
2. jüngere Massulae mit Waben	62	60	60	65	60	58	60	65
3. alte Massulae mit Waben	80	82	78	82	80	85	80	82

Nach Anlage der Massulawaben vergrößern sich also die Durchmesser der Sporen noch um ca. 30 %.

Hier interessiert nun noch die Frage, woher die Baustoffe für dieses Wachstum stammen. Eine ganz sichere Entscheidung ließ sich nicht treffen. Wahrscheinlich aber wird das Baumaterial von dem Plasmodium geliefert. Dieses enthält nämlich viel Stärkekörner, die erst spät verschwinden, während die jungen Sporen in den Massulis, welche eben ihre Waben geschlossen haben, sehr arm an Reservestoffen sind. Sie besitzen wasserklares Plasma und eine zentrale Vakuole, die fast den ganzen Sporenraum einnimmt. In älteren Stadien dagegen lassen sich in den Sporen verhältnismäßig reichlich Stärkekörner und Fettropfen nachweisen. Da zudem die Sporen stets an der Peripherie der Massulae liegen und hier nicht in einer Wabe, sondern zwischen den Waben in einer schaumartigen Masse von plasmaähnlichen Farbreaktionen, kann man sich vorstellen, daß aus dem Periplasmodium Nährstoffe in die Sporen einwandern. Allerdings wäre der Vorgang insofern auffällig, als die Nährstoffe nicht nur durch die kutisierte äußere Wand der Massulae, sondern auch durch die dicken Sporenmembranen, die ebenfalls längst Kutinreaktion zeigen, hindurchdiffundieren müßten.

Zerfall des Periplasmodiums.

Im Gegensatz zu den Equisetumsporangien wird bei Azolla das Periplasmodium nicht vollständig aufgebraucht. Auch um ganz reife Massulae findet man noch ein dünnes mit Hämatoxylin färbbares Häutchen von unregelmäßig netzartiger Struktur.

Das Plasmodium stirbt zweifellos nicht gleich nach Bildung der Glochidien ab. Es enthält nach Fertigstellung dieser Gebilde noch

längere Zeit Chlorophyllkörner und Stärke, die erst allmählich aufgebraucht werden. Ferner scheidet es nach der Bildung der Glochidienhautschicht eine neue Hautschicht gegen die einzelnen Massulae ab, die sich oft sehr weit von den Massulis abhebt, wenn man ein Mikrosporangium in der ersten Zeit nach Ausbildung der Glochidien in physiologischer Kochsalzlösung zerdrückt (s. Textfig. 11).

Die Plasmodiumkerne, die anfangs chromatinreich sind, fangen nach der Bildung der Glochiden an chromatinarm und blasig zu werden. Später zeigen sie nur noch undeutliche Konturen und zerfallen schließlich vollständig.

Makrosporen.

Der Bau der Makrosporen von Azolla ist mindestens ebenso merkwürdig, wie derjenige der Mikrosporen und ihrer Anhangsgebilde und scheint auf den ersten Blick von dem der Mikrosporen sehr stark abzuweichen. Die Entwicklung der Makrosporangien wurde nun zwar nicht lückenlos verfolgt, aber doch so weit als nötig war, um die Homologieverhältnisse zwischen Mikro- und Makrosporangien feststellen zu können.

Bau der Makrosporen.

In dem reifen Makrosporangium, das wesentlich kleiner ist als das Mikrosporangium, wird reichlich die untere Hälfte von einer einzigen großen kugeligen Makrospore eingenommen, die von einem gelben, sehr kompliziert gebauten Perispor[1]) umhüllt ist. Auf dem Scheitel der Spore sitzen drei annähernd eiförmig gebaute Körper, die sich gegenseitig berühren und an den Berührungsflächen so abflachen, daß die Trennungsflächen einen Winkel von 120° miteinander bilden. Die Schnittlinie dieser drei Flächen fällt in die Längsachse des Sporangiums und stößt gerade an der Stelle auf die Membran der Makrospore, wo drei Leisten unter einem Winkel von 120° ausstrahlen. Diese drei Leisten rühren von der tetraedischen Teilung der Sporenmutterzelle her, die der Makrospore und ihren verkümmerten Schwesterzellen den Ursprung gegeben hat.

Von den Scheiteln der drei birnförmigen Körper (Schwimmapparate nach Strasburger) entspringt ein dichtes Büschel äußerst feiner

1) Bezüglich der Einzelheiten muß auf die Ausführungen und Abbildungen in Strasburger's Werk (1873) verwiesen werden.

peitschenförmiger Anhänge, die innerhalb des Sporangiums nach rückwärts gerichtet und der Oberfläche der Anhänge dicht angedrückt sind, da, ähnlich wie bei den Glochiden, in den Mikrosporangien kein Raum verfügbar ist, in dem die Peitschen sich ausdehnen könnten. Ebensolche peitschenförmige Anhänge finden sich auf der Oberfläche des Perispors der Makrospore, nur entspringen sie hier nicht büschelweise, sondern sind einzeln und gleichmäßig über die ganze Oberfläche der Spore verteilt. Diese drei birnförmigen Körper hängen mit der Makrospore zusammen, aber nicht so fest, daß man sie nicht mit einiger Geschicklichkeit ohne weitere Beschädigung von der Makrospore und voneinander abtrennen könnte.

An den Sporenmembranen sind zwei Hauptschichten zu unterscheiden, die eigentliche Sporenmembran, Exospor, und das Perispor. Das Exospor läßt sich leicht von dem Perispor ablösen und ist bei fixiertem und geschnittenem Material sogar stets mehr oder weniger aus dem Perispor herausgerissen. Es stammt von der ursprünglichen Membran der Sporenzelle und zeigt während seiner Entwicklung nichts außergewöhnliches. Da sein Schicksal mit dem Periplasmodium nicht direkt in Zusammenhang steht, brauchen wir in folgendem auf diese Membran nicht einzugehen.

Das Perispor läßt, abgesehen von den peitschenförmigen Anhängen, zwei Teile erkennen:

1. zu innerst eine schaumartige Masse, die Zwischenmasse (nach Strasburger);
2. eine derbe gelb gefärbte Außenschicht.

Die schaumartige Masse (Textfig. 14) ist für uns von besonderer Wichtigkeit. Sie erinnert in ihrem Aussehen an die Waben der Massulae in den Mikrosporen und stimmt auch in ihrem chemischen Verhalten mit diesen überein. An dem apikalen Pol der Spore, wo die Zwischenmasse ziemlich mächtig ist, sind die Waben verhältnismäßig regelmäßig, nach unten zu dagegen, wo das Perispor die walzenförmigen Erhebungen aufweist, sind sie nach Form und Größe unregelmäßiger. Große, aber ziemlich unregelmäßige Waben weisen die Ausfüllungen der kraterartigen Erhebungen auf. Hier stoßen die Waben nicht unmittelbar aneinander, sondern sind an manchen Stellen durch Partien der nicht vakuolisierten Grundmasse getrennt, die eine dichte feine Körnelung zeigt. Diejenigen Teile der Zwischenmasse, die in den dünnen Feldern zwischen den Kratern liegen, zeigen im allgemeinen dieselbe feinkörnige Grundsubstanz, die nur vereinzelte kleine Vakuole ausgebildet hat und sich scharf gegen die großvakuolige Füllung der Kraterhohlräume ab-

setzt (Textfig. 14). Die derbe Außenschicht ist ungefähr ebenso dick wie die eigentliche Sporenmembran, dabei aber auf ihrer ganzen Innenseite mit unregelmäßig tropfigwarziger Körnelung versehen, und macht etwa den Eindruck einer ursprünglich sirupartigen, plötzlich erstarrten Hülle.

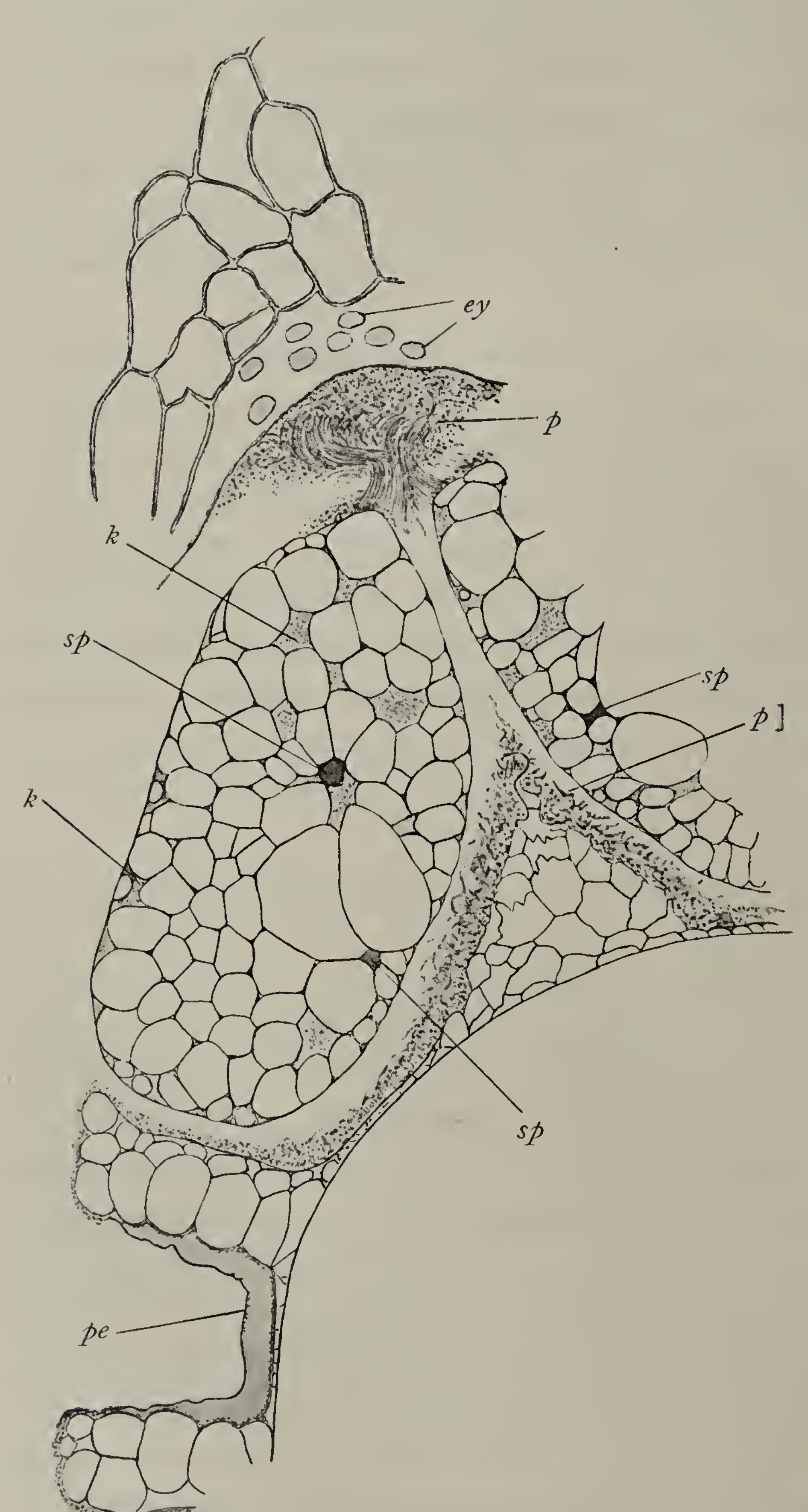


Fig. 14. Seitlich geführter Längsschnitt durch die Spitze eines Makrosporangiums. *sp* Gelbe Einschlüsse, die Reste der verkümmerten Sporen. *p* Peitschenförmige Anhänge. *pe* Äußere derbe Schicht des Perispors.

An welcher Stelle des Perispors die peitschenförmigen Anhänge entspringen, ist sehr schwer festzustellen. Auch Strasburger scheint darüber nicht klar gewesen zu sein, denn an einigen seiner Schnittbilder läßt er die Peitschen an der derben Außenschicht anfangen, und zwar an der Oberfläche der warzenförmigen Krater; an anderen Figuren setzen sie an die wabige Zwischenmasse an, welche die Kraleröffnungen umgibt. Man sollte glauben, daß die Frage nach dem Ursprung der Peitschen leicht zu entscheiden wäre. Es ist mir aber trotz vieler Mühe nicht gelungen, ganz sicher die Ansatzstelle festzustellen; doch halte ich es für wahrscheinlich, daß die Peitschen nicht auf der derben gelben Schicht, sondern auf der Oberfläche der Wabenmasse entstehen.

Von besonderer Wichtigkeit ist nun noch

die Frage nach dem Bau der Peitschen. Einstweilen ist es das wahrscheinlichste, daß sie hohle Schläuche darstellen, die also den Glochidienschläuchen homolog wären. Man kann an saffraningefärbten Präparaten bei starker Vergrößerung (ca. 1500) mit Sicherheit feststellen, daß die Peitschen auf dem Querschnitt innen ungefärbt sind, während die Peripherie einen dunkelroten Ring bildet. Ebenso sind auf den Längsbildern zwei dunkle Außenkonturen und ein ungefärbter mittlerer Streifen zu erkennen. Diese Bilder stimmen mit der Annahme, daß die Peitschen Schläuche sind, überein; denn es gibt kaum eine Zellstruktur, die sich mit Saffranin nicht färben läßt. Immerhin ist bei den winzigen Dimensionen des Peitschenquerschnittes der Beweis dafür, daß den ungefärbten Stellen tatsächlich ein Hohlraum entspricht, nicht direkt zu erbringen.

Die Schwimmkörper unterscheiden sich von dem Perispor dadurch, daß bei ihnen die derbe gelbe Außenschicht fehlt, und daß sie vollständig aus großen Waben aufgebaut sind, die ungefähr ebenso gleichmäßig erscheinen, wie die Waben der Mikrosporenmassulae. Die körnige Grundmasse, die wir bei dem Perispor fanden, fehlt hier; die peitschenförmigen Anhänge entspringen alle dichtgedrängt an dem zugespitzten Pol der Schwimmkörper.

Makrosporangium und Tapetenbildung.

Für die ersten Entwicklungsstadien der Tapetenzellen im Makrosporangium gilt, wie schon erwähnt, genau das von den Mikrosporangien Gesagte.

Es wird auch hier eine scharf von dem Komplex der Sporenmutterzellen abgegrenzte Tapetenschicht gebildet, deren Zellen ursprünglich durch Querwände voneinander getrennt sind, dann aber durch Auflösung dieser Membranen zu einem Plasmodium verschmelzen.

Zwischen die Sporenmutterzellen dringt das Plasmodium in derselben Weise ein wie beim Mikrosporangium und wandert nach vollendeter Teilung der Sporenmutterzellen auch überall zwischen die einzelnen Sporen, bis diese ganz gleichmäßig im Plasmodium verteilt sind. Während bei den Mikrosporangien 16 Spormutterzellen gebildet werden, hören die Zellteilungen im Makrosporangium schon nach Bildung von acht Sporenmutterzellen auf. Die acht Zellen zerfallen dann durch Tetradenteilung in je vier Sporen, so daß im Makrosporangium im ganzen 32 Sporenzellen angelegt werden gegenüber den 64 Sporen des Mikrosporangiums.

Das Verhalten der Sporenzellen ist schon von Strasburger, Pfeiffer und Campbell dahin klargestellt worden, daß von den 32 Sporen nur eine sich entwickelt, die zukünftige Makrospore, während alle übrigen verkümmern. Diese eine Spore liegt stets zentral im unteren Teile des Sporangiums (Textfig. 15 *a* u. *b*).

Pfeiffer bildet Sporangien ab, in denen die drei Schwesterzellen der auserwählten Spore größer sind als die verkümmerten übrigen Sporen, woraus hervorgeht, daß nicht nur die eine Spore, sondern die ganze Sporenmutterzelle vor den übrigen bevorzugt sein kann.

Das Schicksal der verkümmerten Sporen. Das Verhalten der zugrunde gehenden Sporenanlagen ist von den genannten Autoren nicht genauer verfolgt worden. Alle begnügen sich damit anzugeben, daß sie anfangs im Periplasma gleichmäßig verteilt sind (s. Abb. von Campbell und Pfeiffer) und später zugrunde gehen. Nur Mettenius spricht die Ansicht aus, daß die gelben Einschlüsse, die man später in dem Schwimmkörper der Makrospore findet (s. pag. 268, Textfig. 14),

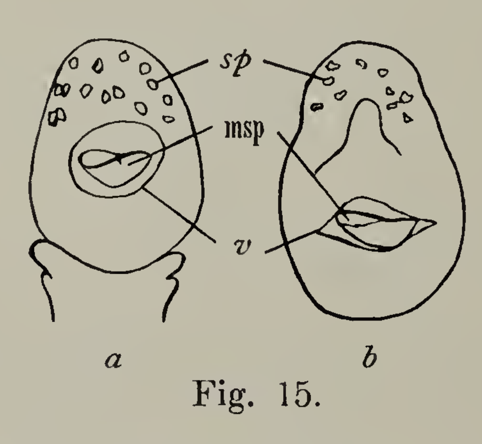


Fig. 15.

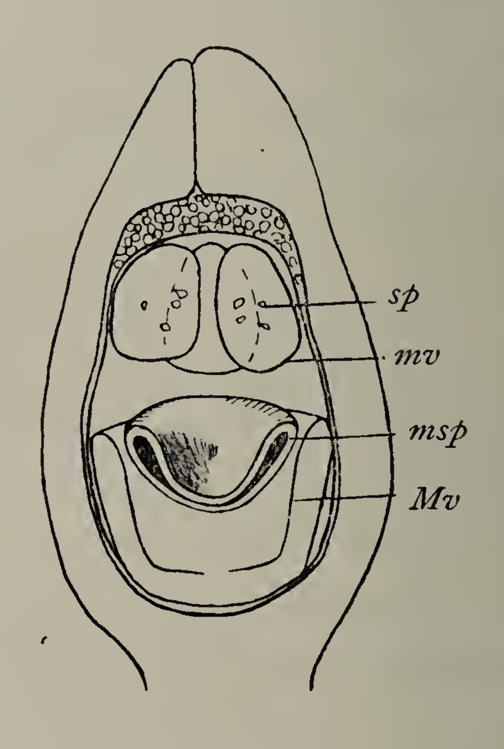


Fig. 16.

Fig. 15. Zwei Makrosporangien. *msp* Makrosporen. *v* Vakuolen, in denen die Makrosporen liegen. *sp* Verkümmerte Makrosporen.

Fig. 16. Junge Makrospore. *mv* Massulavakuolen, in denen die Schwimmkörper entstehen. *Mv* Vakuole um die Makrospore, geplatzt und zurückgeschlagen. *sp* Verkümmerte Sporen in den Massulavakuolen. *msp* Makrosporen.

mit diesen verkümmerten Sporen gleich seien, eine Ansicht, die Strasburger als unbegründet zurückweist, die aber, wie sich gleich zeigen wird, zu Recht besteht.

Daß die verkümmerten Sporen ursprünglich ebenso wie die Tapetenkerne gleichmäßig um die weiterwachsende große Spore herumliegen, ist an jungen Sporangien sehr leicht festzustellen. Das Periplasmodium solcher Sporangien scheint an fixierten Präparaten durch das ganze Sporangium hin die gleiche Struktur zu besitzen. Etwas später

aber treten in dem Plasmodium Bewegungsvorgänge und Strukturveränderungen auf. Wenn die junge Makrospore einen Durchmesser von $^1/_4$ Durchmesser des Sporangiums erreicht hat, besteht die innere Zone des Periplasmodiums aus dichtem kernlosem Plasma, während die äußere sehr lockere, schaumige Struktur zeigt und die sämtlichen Kerne nebst den verkümmerten Sporen enthält. Bei etwas größeren Sporangien findet man dann, daß die Hauptmasse des Plasmodiums sich an dem apikalen Ende des Sporangiums angesammelt und diese verkümmerten Sporen, die ebenso wie die reifende Spore gelb gefärbte Membranen besitzen, mitgenommen hat (Textfig. 15 *a* und *b*), während stets ein Teil der Plasmodiumkerne in dem dünnen seitlichen und basalen Plasmamantel zurückgeblieben ist. Die geschilderte Plasmabewegung fällt ungefähr mit einer bemerkenswerten Drehung der großen Makrospore zusammen. Diese Spore läßt nämlich sehr deutlich die drei Kanten erkennen (Textfig. 17 *b*), an denen sie in der Sporenmutterzelle mit ihren Schwesterzellen zusammenstieß, es ist das die Stelle, an der später bei der Keimung der Makrospore das Prothallium durchbricht. Die Orientierung dieses Dreistrahls ist ursprünglich dem Zufall unterworfen (vgl. Fig. 9, Taf. XXXII bei Pfeiffer); wenn die Spore aber größer geworden ist, findet sich der Dreistrahl stets nach der Öffnung des Sporokarps zu orientiert. Die Drehung der Makrospore ist notwendig, weil bei der Keimung dem ganzen Bau des Perispors nach die Öffnung nur an dieser Stelle erfolgen kann. Rein mechanisch aus den Raumverhältnissen und der Gestalt der Spore läßt sich die Drehung nicht erklären, da die Spore ja kugelförmig ist und der Dreistrahl aus sehr niedrigen Leisten besteht. Da ferner die Sporenmembran schon in diesem Stadium sehr derb ist, kann die Drehung wieder nur auf eine nicht näher definierbare Aktivität des Plasmodiums zurückgeführt werden. Je mehr die Spore sich vergrößert, desto vollständiger füllt sie den

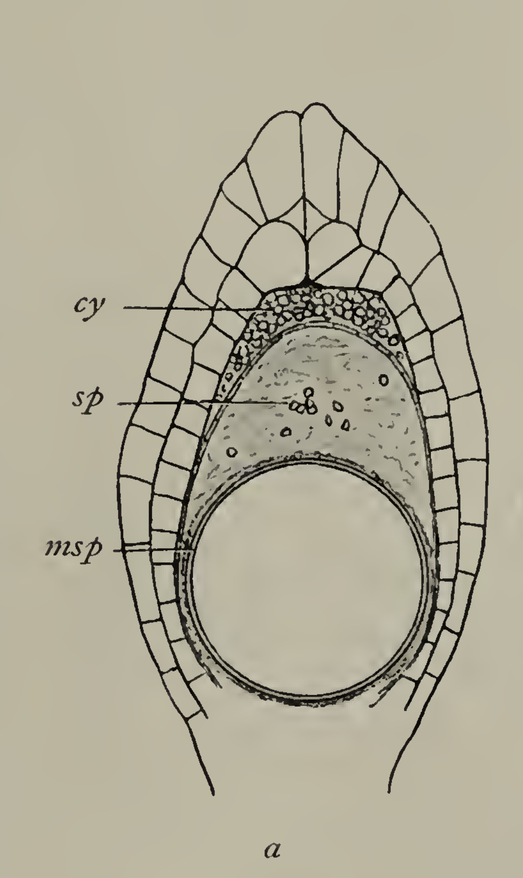




Fig. 17 *a*. Makrosporangien. *msp* Makrospore *sp* Verkümmerte Makrosporen. *cy* Cyanophyceen.
Fig. 17 *b*. Die herausgedrückte Makrospore mit einem Teil des Periplasmodiums, das bei *st* die Wülste über dem Dreistrahl der Spore erkennen läßt.

Raum des Makrosporangiums aus. Man könnte denken, die wachsende Spore drängte das Plasma nach dem apikalen Ende des Sporangiums. Das ist aber nicht der Fall; vielmehr muß das Plasma sich im wesentlichen aktiv an das apikale Ende bewegen. Denn 1. beginnt die Anhäufung des Plasmas schon, wenn die Spore noch kaum den halben Durchmesser des Sporangiums besitzt, und 2. sind apikales und basales Ende des Sporangiums der Gestalt nach ganz gleich, so daß kein mechanischer Grund für die Verschiebung des Plasmas nach der einen oder der anderen Seite vorliegt. Die Bewegung des Periplasmas endet damit, daß eine große Plasmakappe über der Spore liegen bleibt, während nach den übrigen Seiten hin nur ein verhältnismäßig dünner Plasmaschlauch die Spore umgibt (Textfig. 17 *a*). In diesem letzteren sind nur noch Tapetenkerne enthalten, während alle verkümmerten Sporen im Verlauf der weiteren Entwicklung nach der Kappe abgeschoben sind. Rein mechanisch läßt sich diese Bewegung nicht erklären, denn sonst müßten auch die Tapetenkerne dorthin gedrängt werden.

In der unteren dünnen Plasmahülle wird das Perispor der Makrospore in der oberen Plasmakappe der sog. Schwimmapparat (Angelapparat), gebildet.

Die weitere Entwicklung, die im wesentlichen an fixiertem Material studiert wurde, ergab, daß trotz der großen äußerlichen Verschiedenheiten eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Makro- und den Mikrosporen besteht. Die Unterschiede ergeben sich sozusagen von selbst, wenn man den Bau des reifen Makrosporangiums kennt. Die eine Spore, die in dem Makrosporangium entwickelt wird, liegt allein in einer großen Vakuole (Textfig. 16, wo die Vakuole geplatzt und nach unten zurückgeschlagen ist und Textfig. 15 *a* und *b*). Die 31 verkümmerten Sporen dagegen verteilen sich annähernd gleichmäßig auf die drei birnförmigen Vakuolen über der großen Spore (Textfig. 16), ein Vorgang, bei dem, ähnlich wie bei dem Mikrosporangium, Kräfte des Periplasmas wirksam sein müssen, welche die Verteilung der verkümmerten Sporen regulieren.

In diesen Vakuolen bildet das Periplasmodium die bekannten Schaumkörper des Angelapparates aus. Man kann diese Entwicklungsstadien am besten an fixierten, mit Eau de Javelle durchsichtig gemachten Sporangien feststellen. Die drei Vakuolen des Angelapparates liegen dann in dem oberen Teil der Makrospore so zusammen, daß sie in der Richtung der Längsachsen des Sporangiums etwas gestreckt sind

und sich außerdem gegenseitig ein wenig abflachen. Das Periplasmodium bildet aber diese Vakuolen in viel regelmäßigerer Anordnung als dies in den Mikrosporangien der Fall war. Es tritt um die Makrospore eine große Vakuole auf, die fast den ganzen unteren Teil des Sporangiums einnimmt. In der Plasmakappe über dieser Makrosporenvakuole entstehen gleichzeitig drei Vakuolen, die sich gegenseitig so abplatten, daß ihre gemeinsame Berührungskante in der Längsachse des Sporangiums auf der Makrospore senkrecht steht, also eine ähnliche Anordnung wie bei der Teilung gewisser Sporenmutterzellen in Kugelquadranten. Diese Anordnung kehrt ausnahmslos bei allen Makrosporangien wieder, ist somit keine zufällige. Die gegenseitige Abflachung und die glatte Einfügung in das Sporangium sind ja nun zweifellos durch die Raumverhältnisse verursacht, aber die regelmäßig polare Anordnung und die Regelmäßigkeit in den Größenverhältnissen können, wie oben bei den Mikrosporangien, wieder nur durch eine räumlich regulierende Tätigkeit des Periplasmodiums bedingt sein.

Die Vakuolen sind anfangs gerade wie bei den Mikrosporangien mit wasserklarem Inhalt gefüllt und liegen wie dort, wenigstens anfangs, dicht unter der Oberfläche der Massulablasen. In diesen Blasen treten beim Fixieren ähnliche Gerinnsel auf, wie in den Blasen des Mikrosporangiums und lassen sich sogar in den fast fertig ausgebildeten Waben besonders gut beobachten. Wenn auch die Beziehungen dieser Gerinnsel zu den Waben nicht in ihren Einzelheiten verfolgt werden konnten, so kann doch kein Zweifel darüber bestehen, daß die Schaumstruktur der Schwimmkörper auf ähnliche Weise entsteht wie die Waben der Mikrosporenmassulae. Die Homologie der drei Teile des sog. Schwimmapparates mit den Massulis der Mikrosporangien liegt so auf der Hand, daß wir sie als Massulae der Makrosporangien bezeichnen müssen.

Das Gleiche gilt auch für die Hülle, welche die Makrospore umschließt, d. h. für das Perispor der Makrospore. Verfolgen wir bei dieser die Entwicklung weiter, dann zeigt sich, daß sie in ihrer Vakuole so lange wächst, bis nur noch ein schmaler Saum zwischen ihr und der sie umschließenden Vakuolenwand freibleibt. Hier sammeln sich im Gegensatz zu den Mikrosporangien dichte körnige Plasmamassen an, aus welchen das Perispor entsteht, während aus der Oberfläche der Vakuolenmembran die peitschenförmigen Anhänge vorsprossen. Bilder, die mit Sicherheit als Entwicklungsstadien der Peitschen hätten angesprochen werden können, ließen sich aber an fixiertem Material nicht auffinden. Auch an lebendem Material habe ich vergebens nach Anfangs-

stadien gesucht. Wenn schon die verhältnismäßig großen Glochidien der männlichen Massulae nur äußerst schwierig zu erkennen waren, läßt sich begreifen, daß die Entwicklung dieser Peitschen eher durch einen Glücksfall, als durch mühsames Suchen gefunden werden kann. Da aber, wie oben (s. 269) ausgeführt wurde, die Peitschen wahrscheinlich Schläuche darstellen, ist auch anzunehmen, daß sie, wie die Glochidien, als schlauchförmige Ausstülpungen aus den Massulamembranen entstehen.

Innerhalb der Vakuolenhaut, zwischen dieser und der schon intensiv gelben Sporenmembran bildet sich nun ein feinkörniges Plasma aus. Die Oberfläche dieser Plasmahülle ist ursprünglich ziemlich gleichmäßig dick. Dann entstehen Einkerbungen und an dem apikalen Pol der Wulst, welcher später die Anhangskörper trägt, sowie ein dreispaltiger Wulst über der dreistrahligen Verdickung des Exospors (Textfig. 17 *b*). Die Wülste und Vorsprünge sind bald verhältnismäßig solide, sie bleiben auch erhalten, wenn man das ganze Periplasmodium aus dem Sporangium herausdrückt. Sie treiben infolgedessen auch die Vakuolenmembran mit vor, so daß diese mit ihren Peitschenanhängen überall dicht anliegt. Unterdessen entstehen in dem Massulaplasma kleine und große Vakuolen, welche der ganzen Hülle eine schaumige Struktur verleihen, die aber sehr viel unregelmäßiger ist wie diejenige der apikalen Massulae. Außerdem bleibt ein großer Teil einer körnigen Substanz übrig (Textfig. 14), die in den Mikrosporenmassulis, wie oben erwähnt, nur in geringer Menge hie und da um die Sporen herum gefunden wurde. An der Oberfläche dieser Perispormasse entstehen dann die auffallend massiven Verdichtungen, aus denen die homogene, aus kutinartiger Substanz bestehende äußere Membran gebildet wird, die der Oberfläche der Massulae zwar homolog, aber im Vergleich zu jener außerordentlich stark entwickelt ist. Im ganzen unterliegt es keinem Zweifel, daß das Perispor um die Makrospore entsprechend dem Schwimmkörper gebaut und gebildet worden ist, daß somit das Perinium der einen Makrospore den Massulis des Schwimmkörpers und ebenso den Massulis der Mikrosporangien homolog ist.

Die Kerne des Periplasmodiums.

Was für die Kerne der Mikrosporangien ausgeführt wurde, gilt in gleicher Weise für die Entwicklungsvorgänge im Makrosporangium. An denjenigen Umlagerungen im Gesamtplasmodium, die eine bestimmte Orientierung erkennen lassen, können sie nicht beteiligt sein, da alle Kerne im Periplasma regellos zerstreut liegen. Und für die

Vorgänge der Maschenbildung in den Massulis kommen sie schon deswegen nicht in Betracht, weil die Tapetenkerne alle außerhalb der Massulavakuolen liegen. Auch diese Kerne haben sich übrigens, wie die Zählung an jungen Stadien beweist, nachträglich vermehrt. Ob eine Fragmentation oder eine mitotische Teilung stattfindet, konnte ebensowenig entschieden werden wie bei den Mikrosporangien. Ihrem Aussehen nach verhalten sich die Kerne ähnlich wie dort. Sie sind nach der Fragmentation blasig, hell und bis auf einen dunklen Nukleolus scheinbar inhaltsleer. Wenn die Makrospore so groß geworden ist, daß sie die Sporangien annähernd ausfüllt, was schon sehr früh eintritt, sind die Kerne stark zusammengeschrumpft und unregelmäßig, oft auch zusammengedrückt und lassen erkennen, daß sie nicht mehr normal zu funktionieren vermögen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die jetzigen eingeschlechtigen Sporangien haben sich phylogenetisch aus einhäusigen entwickelt.
2. Die Periplasmodien entstehen aus einer scharf differenzierten Tapete und erfahren eine starke Vermehrung ihrer Kerne (durch Fragmentation?).
3. Die Periplasmodiumkerne liegen ursprünglich an der Sporangiumwand und verteilen sich dann durch passive oder aktive Bewegung annähernd gleichmäßig in dem Protoplasma.
4. Das Periplasmodium erfährt eine bedeutende Volumzunahme durch Wachstum, assimiliert und speichert Stärke.
5. Es bildet im Mikrosporangium eine bestimmte Anzahl Vakuolen, die in regelmäßiger Anordnung an der Peripherie des Plasmodiums liegen.
6. In jeder dieser Vakuolen ist ungefähr die gleiche Anzahl Sporen eingeschlossen.
7. Die Sporen werden in den Vakuolen dicht unter der Vakuolenhaut ungefähr gleichmäßig verteilt.
8. Innerhalb der Vakuolen entstehen zwischen den Maschen eines feinen Plasmanetzwerkes die Wabenwände der Massulae.
9. Die Maschen der Massulae erfahren nach ihrer Ausscheidung noch eine Vergrößerung ihres Durchmessers um ca. $^1/_3$.
10. Aus der Wand der Wabenwände stülpen sich handschuhfingerförmige Fortsätze aus, die zu den hochdifferenzierten Glochidien ausgebildet werden.

11. Auch die Glochidien wachsen noch nach Fertigstellung ihrer Ankergestalt.
12. Ebenso vergrößern sich die Mikrosporen noch nachdem sie in die Massulawaben eingeschlossen sind.
13. Die 31 verkümmerten Makrosporen liegen als unregelmäßige gelbliche Einschlüsse in den Maschen der „Schwimmkörper" der Makrospore verteilt.
14. Die zur Entwicklung kommende Makrospore, die ursprünglich in dem Sporangium eine zufällige Lage einnimmt, wird zu einer gewissen Zeit in dem Periplasmodium stets so gedreht, daß die dreistrahlige Erhebung an ihrer Oberfläche der Mikropyle zugewendet wird. Diese Drehung muß durch das Periplasma aktiv herbeigeführt werden.
15. Die Schwimmkörper der Makrospore entstehen ebenso wie die Massulae der Mikrospore aus Periplasmodiumvakuolen, müssen daher ebenfalls als Massulae bezeichnet werden.
16. Auch die Makrospore liegt in einer Vakuole und die derbe Makrosporenhülle mit ihren zum Teil wabenartigen Strukturen entsteht innerhalb dieser Vakuole, ist also ebenfalls der Mikrosporenmassula homolog.
17. Das Perispor der Azollamakrospore ist also eine Massula.
18. Die peitschenartigen Anhänge des Schwimmapparates und des Perispors entstehen wahrscheinlich auch durch Ausstülpung aus der Oberfläche der Massulavakuolen; ihre Entstehung konnte aber nicht mit Sicherheit festgestellt werden.
19. Die Periplasmodiumkerne können weder im Mikro- noch im Makrosporangium an den Orientierungsvorgänge beteiligt sein, da sie selbst passiv bewegt werden und eine unregelmäßige Lagerung haben.
20. Im ganzen ergibt sich, daß das Periplasmodium ein lebender Protoplast ist, der die Fähigkeit besitzt, gewisse Einschlüsse (Sporen, Vakuolen, Kerne [?]) in seinem Innern in bestimmter Weise räumlich anzuordnen und außerdem eine ganz eigenartige formative Tätigkeit (Bildung der Massulawaben, Glochidien usw.) auszuüben.

Literatur.

Campbell, D. H., On the development of Azolla filiculoides. Ann. of bot. 1893, Vol. VII, pag. 155.

Ders., The structure and development of Mosses and Ferns. New York 1905.

Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 545, 1881, Bd. XXXIX, pag. 681.

Ders., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Ders., Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1910, Bd. XXXVIII, pag. 657.

Griffith, W., On Azolla and Salvinia. Calcutta 1844, Vol. VIII, pag. 49.

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung von Salvinia natans, verglichen mit den übrigen Rhizocarpeen. Sitzungsber. d. k. k. Ak. d. Wiss., Wien 1882.

Mettenius, G., Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846.

Ders., Über Azolla. Linnaea 1847, Bd. IV, pag. 259—282.

Pfeiffer, W. M., Differentiation of sporocarps in Azolla. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 445.

Pringsheim, H., Zur Morphologie von Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. 1853, Bd. III, pag. 484.

Russow, E., Vergleichende Untersuchungen usw. Mém. ac. St. Pétersb. 1872 [Ser. 7], Bd. XIX.

Sadebeck, R., Salviniaceae. Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. 1900.

Shattuck, Ch. H., The origin of heterospory in Marsilia. The bot. Gaz. 1910, Vol. XLIX, pag. 19—40.

Strasburger, E., Über Azolla. Jena 1873.

Ders., Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.

Ders., Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889.

Ders., Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. XXXI, pag. 543.

Ders., Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, pag. 176.

Figurenerklärung zu Tafel XIV.

Alle Figuren sind in gleichem Maßstab gezeichnet.

Fig. 1. *Azolla filiculoides.* Junges Sporangium mit Archespor, dessen Zellen sich zu trennen beginnen. Bei × dringt das Periplasmodium zwischen die Archesporzellen ein.

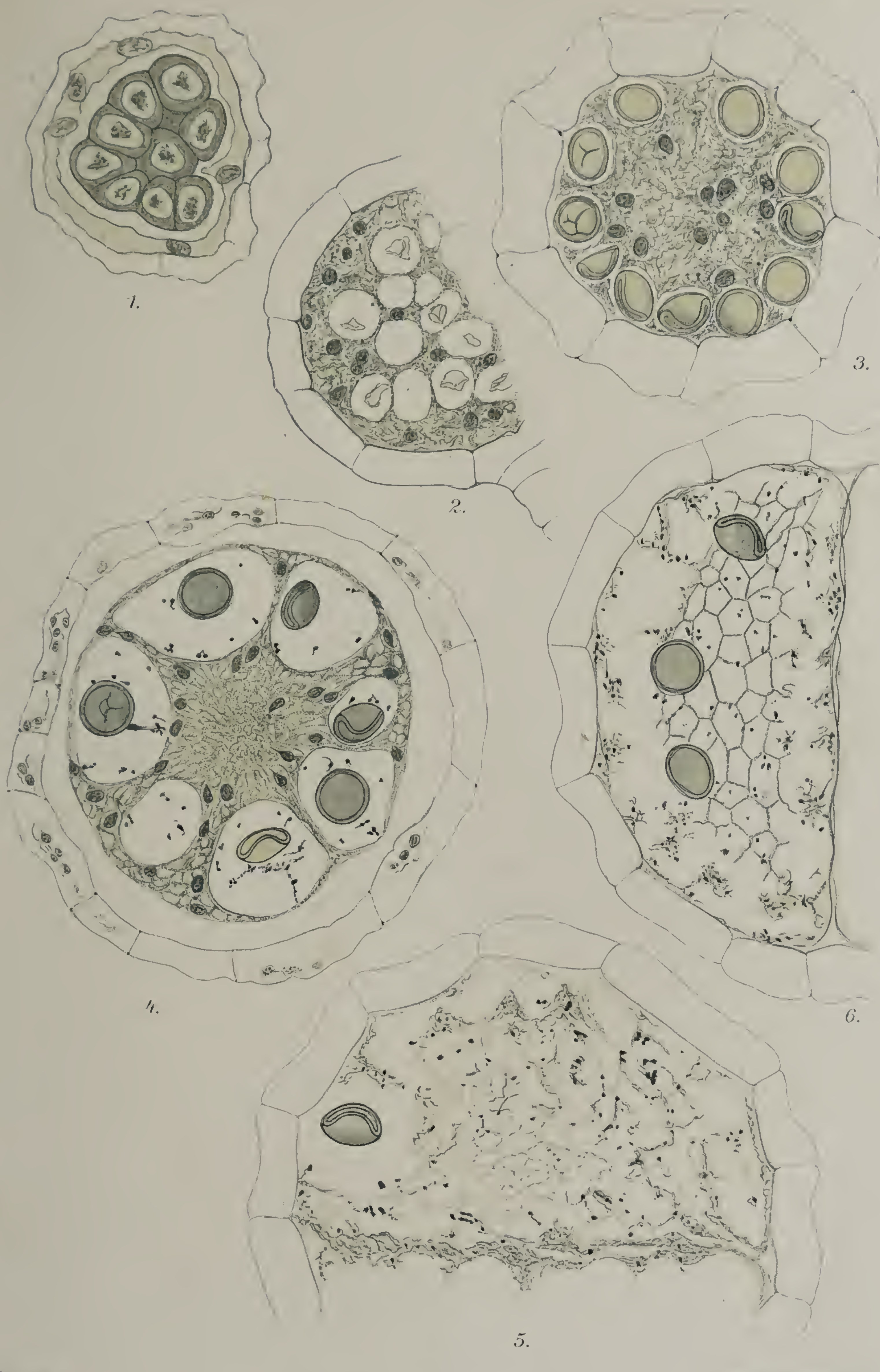
Fig. 2. Desgl. Älteres Sporangium, die Sporen (*sp*) liegen noch gleichmäßig im Periplasmodium verteilt.

Fig. 3. Desgl. Die Sporen sind an die Wand gerückt, das Periplasma hat sich etwas kontrahiert und läßt die Vakuolen um die Sporen erkennen; die Periplasmodiumkerne liegen in der Mitte.

Fig. 4. Desgl. Um die einzelnen Sporen haben sich die Vakuolen stark vergrößert; sie liegen in einer wasserklaren Flüssigkeit, in der beim Fixieren unregelmäßig angeordnete helle Fäden und dunkle Körnchen ausgefallen sind.

Fig. 5. Desgl. Erste Anlage der Massulawaben (*w*). Die Waben sind erst in der Mitte erkennbar und noch weich, so daß sie beim Fixieren stark schrumpfen und zusammenfallen. Vorwiegend außerhalb der Waben liegen noch dieselben fädigen und körnigen Ausfällungen wie in den kleinen Vakuolen (Fig. 4).

Fig. 6. Desgl. Älteres Stadium. Die mittleren Waben haben schon starre Wände, die äußeren z. T. noch nicht. Die Körnchen in der Mitte liegen über, nicht in den Waben.



Hannig.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche.

Von F. Weidel.

(Mit Tafel XV und 49 Abbildungen im Text.)

Obgleich es trotz vieler Versuche nicht gelungen ist, experimentell die näheren Ursachen der pflanzlichen Gallenbildung aufzuklären und bisher noch immer keine Beweise für die naheliegende Vermutung gegeben sind, daß die Gallen spezifischen, von den Erzeugern ausgeschiedenen Stoffen ihren Ursprung verdanken, stehen doch bisher nicht genügend begangene Wege offen, in das Wesen der Gallenbildung tiefer einzudringen: Man kann einerseits versuchen, auf das genaueste die anatomischen Verhältnisse klarzulegen, welche bei der Entwicklung der Gallen vor sich gehen, und daraus Rückschlüsse auf die Art des Reizes ziehen; andererseits kann man die anatomischen Elemente der Gallen untereinander und mit den normalen der Mutterpflanze vergleichen, um so zu sehen, ob und welche Mannigfaltigkeit vorliegt und auch wieder diese zu Rückschlüssen auf das Wesen der Gallenbildung benutzen. Konnten beide Wege von mir auch nur eine kurze Strecke verfolgt werden, hoffe ich doch zu zeigen, daß auf beiden für allgemein bekannte und oft untersuchte Gallen wesentlich neue Gesichtspunkte aufzufinden waren.

I. Teil.

Die Entwicklungsgeschichte der Galle von Neuroterus vesicator Schlecht.

Das Verständnis der Ätiologie der Gallenentwicklung, deren Bedeutung für das Verständnis der Formenbildung der Pflanze überhaupt von vielen Seiten hervorgehoben wurde, setzt die genaue Kenntnis der bei der Gallenbildung vor sich gehenden anatomischen Verhältnisse voraus. Für die wohl am höchsten entwickelten von allen Gallen, für die Cynipidengallen, hat Beyerinck[1]) die ersten Entwicklungsstadien in einer sehr ausführlichen und in vieler Hinsicht bewunderungswürdigen Arbeit untersucht. Sein theoretisch wichtigstes Resultat ist, daß, wenn auch bei manchen Gallen eine Verletzung der Pflanze bei der Eiablage vorkommt, diese dennoch für die Gallenbildung ganz ohne

1) Dr. M. W. Beyerinck, Über die ersten Entwicklungsstadien einiger Cynipidengallen. Verh. der Kgl. nederl. Ak. d. Wetensch. Amsterdam 1882.

Bedeutung ist, denn bei einer großen Reihe von Gallen beginnt die Entwicklung bereits zu einer Zeit, in der die Larve noch in der festen Eihülle eingeschlossen und der völlig unverletzten Epidermis aufgelagert ist. Da aber nachgewiesen werden konnte, daß bei der Eiablage vom Muttertier kein Gallenreiz ausgeht, muß dieser also von der sich entwickelnden Larve herrühren und Eihaut und Cuticula durchsetzen. Beyerinck nimmt als Reizerreger ein „Wuchsenzym“ an; unter dessen Einfluß wölbt sich rings um das Ei das Blattgewebe empor, und, indem es das Ei umwallt, gelangt dasselbe in das Innere der Pflanze. Diese Darstellung erscheint zurzeit unbestritten, ist in die botanischen Lehrbücher[1]) übergegangen und wird, wie sich aus Rössigs[2]) Arbeit ergibt, auch von den Zoologen als richtig angesehen. Nur W. Magnus[3]) hat in einer vorläufigen Mitteilung festgestellt, daß bei der Eiablage der Cynipiden Rhodites Rosae und Mayri das anscheinend freiliegende Ei schon gleich bei der Eiablage durch einen Fortsatz in die Epidermis der Rose eingesenkt ist. — Bei genauer Überlegung ergibt sich aber, wie wir sehen werden, daß überhaupt eine ganze Reihe von Punkten in der von Beyerinck gegebenen Darstellung der Entwicklung der Gallen schwer verständlich ist und der Aufklärung bedarf. Ich entschloß mich daher, die Entwicklung einer Eichengalle genauer zu untersuchen, bei der nach Beyerinck der Entwicklungsgang ohne Verletzung der Epidermis in der oben angedeuteten Weise erfolgt.

Da mir Gallen von Neuroterus lenticularis (nach Adler[4]) die agame Muttergeneration zu Neuroterus baccarum), die Beyerinck eingehend untersuchte, zur Zucht in größerer Anzahl nicht zur Verfügung standen, benutzte ich bei meinen Versuchen eine ganz nahe Verwandte, Neuroterus numismatis (agame Muttergeneration zu Neuroterus vesicator), für die, wie Beyerinck[5]) selbst festgestellt hat, in den ersten Entwicklungsstadien genau die gleichen Verhältnisse wie für Neuroterus baccarum bestehen. Auch die große Ähnlichkeit im Bau der Gallentiere sowie der beiden Muttergallen — Neuroterus lenticularis und

1) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 392. E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 215. Jena 1903.

2) Heinr. Rössig, Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. 1904, Bd. XX.

3) Werner Magnus, Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1903, Bd. XXI.

4) Adler, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1881, pag. 156.

5) l. c. pag. 91.

numismatis einerseits — und der beiden Tochtergallen — Neuroterus baccarum und vesicator andererseits — lassen schon auf die gleichen Verhältnisse bei der Entwicklung schließen.

Anfang April sammelte ich etwa 40 Numismatis-Gallen[1]), die ich in Blumentöpfen, mit Moos bedeckt, unter Glasglocken brachte. Da mir nicht sogleich Eichenstämmchen zur Kultur zur Verfügung standen, brachte ich die ersten Wespen, die am 16. April auskrochen, in Glasgefäße, in die ich abgeschnittene Eichenzweige stellte. Sofort nach dem Ausschlüpfen gingen die Tiere auf die Knospen, und ich konnte so das Ablegen der Eier im Zimmer recht genau und bequem beobachten.

Diese Kulturmethode genügte natürlich nur, um die Lage der Eier in der Knospe zu studieren. Für die weiteren Kulturen der Gallen benutzte ich eine etwa 30jährige Eiche, auf die ich die Eier in folgender Weise ablegen ließ: Ich überband beiderseits offene Glaszylinder an der einen Seite mit Gaze. Nachdem ich die Tiere in die so vorbereiteten Gefäße gebracht hatte, schob ich diese über das Ende eines Zweiges und verschloß dann auch die andere Seite des Zylinders. Wenn die Knospen mit einer Anzahl von Eiern belegt waren, was gewöhnlich innerhalb weniger Stunden geschehen war, band ich denselben Zylinder über einen anderen Zweig. Auf diese Weise erhielt ich von den 30 Wespen — in den übrigen Gallen hatten sich Inquilinen[2]) befunden — mehrere Hundert Eier. Die belegten Knospen bezeichnete ich mit dem Tage der Eiablage.

Die Untersuchungen über die Entwicklung des Eies und der Galle wurden nun in der Weise ausgeführt, daß ich von der Eiablage an täglich mehrere Knospen teils frei unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung präparierte, teils mit verdünnter Flemming'scher Lösung fixierte. Von den fixierten Knospen, bei denen die verholzten Schuppen sorgfältig entfernt waren, wurden Mikrotomschnitte von 5 μ Dicke angefertigt und nach dem Flemming'schen, im Bonner botanischen Institut üblichen Verfahren[3]) gefärbt. Nach dieser Methode war das pflanzliche Gewebe sehr gut fixiert und gefärbt, während das tierische

1) Ich werde im folgenden häufig von der von Beyerinck vorgeschlagenen Vereinfachung Gebrauch machen, die Gallen nur mit dem Artnamen des Tieres zu bezeichnen, zumal da in bezug auf die Gattungsnamen unter den Autoren große Uneinigkeit herrscht.

2) Unter Inquilinen versteht man unrechtmäßige Bewohner der Gallen, die nicht mehr imstande sind, eigene Gallen zu bilden.

3) Vgl. A. C. Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Zentralblatt 1898. Bd. LXXVI, pag. 5 ff.

wenigstens die gröberen Strukturen deutlich erkennen ließ. Solange die Eikörper noch nicht fest mit dem pflanzlichen Gewebe verbunden waren, mußten die Knospen nach Entfernung der Schuppen als Ganzes geschnitten werden. Später jedoch fixierte ich nur die Teile der Blätter, auf denen die Eier lagen. Man kann diese mit unbewaffnetem Auge gerade noch als kleine, glänzende Punkte erkennen, unter dem Mikroskop fallen sie wegen der spiegelnden Eihaut schon bei schwacher Vergrößerung auf.

Vergegenwärtigen wir uns nun in kurzen Worten das, was Beyerinck[1]) über das Ablegen der Eier sagt: Durch hin- und herschiebende Bewegungen wird die Legeröhre zwischen zwei Knospenschuppen hindurch bis zur Knospenachse hinabgedrückt, hier nach innen umgebogen und zwischen die gefalteten Blätter gebracht, wo das Ei abgelegt wird. Hierzu möchte ich bemerken, daß bei Beyerinck's Versuchen die Lenticularis-Wespen schon Mitte März auskrochen, zu einer Zeit also, in der die Knospen noch klein und in einem wenig entwickelten Stadium waren, während die Numismatis-Wespen — übrigens auch die wenigen Lenticularis-Wespen, die ich züchtete — bei meinen Versuchen trotz des milden Winters und des frühzeitig einsetzenden Frühjahres erst Mitte April ihre Wohnung verließen. Um diese Zeit waren die Knospen schon bedeutend in die Länge gestreckt, so daß der Legestachel niemals bis zur Knospenachse hinabreichte, sondern die Stichwunden fanden sich bei der Untersuchung stets als eine Reihe übereinanderliegender, brauner Punkte in der Mitte der Knospenschuppen und Blättchen (Taf. XV, Fig. 1 *a*). Auf diese Weise war einerseits der Weg bis zur Ablegestelle kürzer, als wenn erst die Knospenachse berührt worden wäre, und andererseits konnten so auch unverholzte Stellen der Schuppen durchbohrt werden. Denn bei den Knospenschuppen, die zur Zeit der Ruhe bis auf die Ansatzstellen vollkommen verholzt sind, strecken sich im Frühjahr beim Austreiben gerade diese unverholzten Stellen[2]), so daß dann nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Schuppenspitze verholzt ist.

Weiter sagt Beyerinck[3]) über die Lage des Eies in der Knospe: Der Eikörper wird „gewöhnlich an den Rand oder zwischen die beiden Hälften eines durchmitten gefalteten Blattes dermaßen niedergelegt, daß eine direkte Berührung zwischen demselben und dem pflanzlichen

1) l. c. pag. 86.

2) Dr. Grüß, Beiträge zur Biologie der Knospe. Pringsh. Jahrb., Bd. XXIII, pag. 639.

3) l. c. pag. 86.

Gewebe zustande kommt. Wenn das Tier nach Beendigung dieser ersten Phase des Eierlegens seine Legeröhre zurückzieht, verharrt der Eikörper an der einmal behaupteten Stelle, doch bleibt der Eistiel teilweise in dem Bohrkanal in der Knospenachse oder in den Knospenschuppen zurück, um anderenteils frei zwischen diesen zu enden." An einer anderen Stelle[1]) heißt es: „Wie schon bemerkt, geht das Verkleben des Eies diesem Prozeß voran."

Mit diesen Angaben Beyerinck's über die Lage des Eies in der Knospe decken sich meine Beobachtungen im wesentlichen (vgl. Taf. XV, Fig. 1), nur möchte ich aus folgenden Gründen weniger das Verkleben des Eikörpers als des Eistieles mit der Blattspreite betonen: Beim Freipräparieren der Knospen unter dem Mikroskop genügte schon die leiseste Berührung des Eies mit einer Nadel, um dasselbe auf der Blattspreite zu verschieben, und wenn das mit Eiern belegte Blättchen in eine Flüssigkeit (Wasser oder Chloralhydrat) gebracht wurde, schwamm der Eikörper stets in derselben. Die beiden angeführten Tatsachen beweisen natürlich noch nicht, daß eine Verklebung nicht stattfindet, denn sie kann ja so lose sein, daß sie durch den geringen Druck oder die Wirkung der Flüssigkeit aufgehoben wird, aber so fest ist sie auf keinen Fall, wie man nach Beyerinck's Worten annehmen muß. Die feste Verbindung zwischen Eikörper und Blatt gehört einem viel späteren Stadium der Entwicklung an.

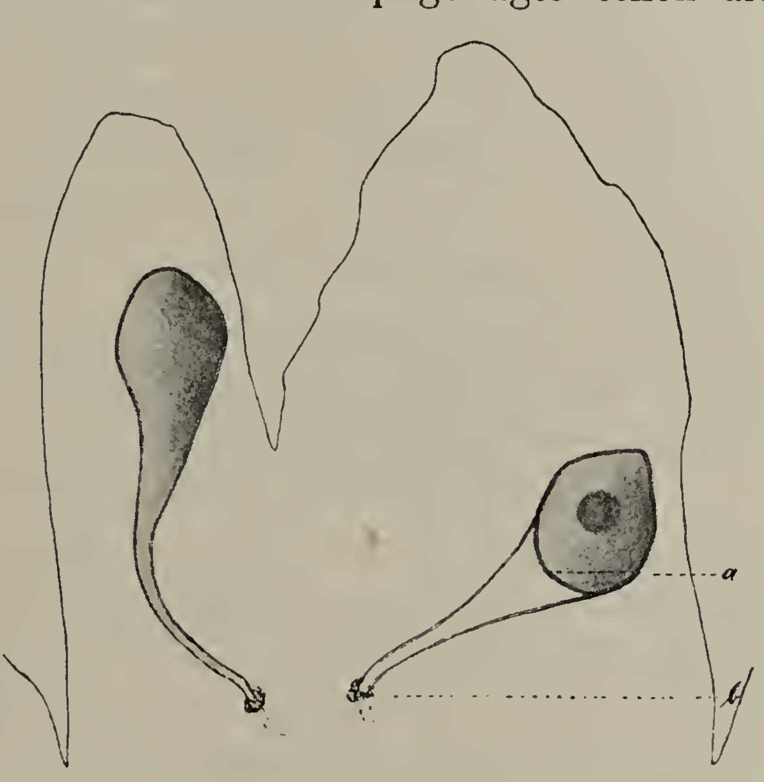


Fig. 1. Eier von Neuroterus numismatis.
a Eimembran, *b* Stichkanal im Blatt. Vergr. 70.

Dagegen fand ich den Eistiel stets fest mit dem Blatt verbunden. Teils war er unmittelbar neben der Bohrwunde am Blatt befestigt, meistens jedoch ragte er durch das Blatt hindurch in den Stichkanal hinein, war dann aber durch das bei der Verwundung aus den Zellen ausfließende Plasma oder durch ein von der Mutterwespe ausgeschiedenes Sekret so fest mit dem Blatt verklebt (Textfig. 1 *b*), daß beim Präparieren häufiger der Eistiel in der Mitte riß, als daß er sich aus

1) l. c. pag. 88.

der Bohrwunde herauszog. Damit möchte ich nun nicht behaupten, daß das Verkleben des Eistieles mit der Gallenbildung in irgendwelchem Zusammenhang stehe, sondern ich stimme darin Adler[1]) und Beyerinck[2]) zu, daß die Gallenbildung von der Verwundung durch den Cynipidenstich unabhängig ist.

Was die äußere Form des Eies anbetrifft, so ist sie für Neuroterus lenticularis von Beyerinck[3]), von Adler[4]) für Biorhiza aptera, Neuroterus fumipennis und Aphilothrix autumnalis abgebildet. Ich selbst hatte Gelegenheit, die Eier von Neuroterus lenticularis, Andricus radicis und hauptsächlich von Neuroterus numismatis zu beobachten. Sie haben alle die gleiche Form: Der birnenförmige Eikörper (Textfig. 1) mit einem Querdurchmesser von etwa 130 μ verjüngt sich an dem einen Ende und setzt sich in einen langen, dünnen Stiel fort. Eikörper und Stiel sind zur Zeit der Ablage mit einer homogenen, trübkörnigen Eiweißmasse angefüllt. Adler[5]) schreibt dem Stiel die Funktion einer Atemröhre zu, was mir aus folgendem Grunde unrichtig erscheint: Einige Tage nach dem Ablegen des Eies tritt das Eiweiß aus dem Stiel in den eigentlichen Eikörper zurück und grenzt sich mit einer Membran ab (Textfig. 1*a*), so daß die Luft von der Röhre aus keinen Zutritt mehr hat.

Zur Entwicklung der Larve und der Galle sei von vornherein bemerkt, daß sich der ganze Vorgang von der Eiablage der Numismatis-Wespe bis zum Ausschlüpfen der Vesicator-Wespe in dem erstaunlich kurzen Zeitraum von 31 Tagen abspielte. Dazu kommt noch, daß von diesen 31 Tagen 16 ausschließlich auf die Entwicklung der Larve ohne irgendwelche Gallenbildung entfielen, so daß die eigentliche Galle in 15 Tagen ihre ganze Ausbildung erfuhr. Es ist erklärlich, daß bei einer so kurzen Entwicklungsdauer eine hohe Differenzierung der Gewebe wie bei den meisten anderen Cynipidengallen nicht stattfinden kann, aber die Vorgänge, die in Beyerinck's Darstellung nicht klargelegt sind, kann man auch in diesem kurzen Zeitraum sehr wohl verfolgen. — Übrigens entwickelten sich die wenigen Baccarum-Gallen, die ich kultivierte, genau so schnell[6]).

1) l. c. pag. 208.
2) l. c. pag. 180.
3) l. c. Taf. I, Fig. 28.
4) l. c. Taf. XII, Fig. 8—10.
5) l. c. pag. 224.
6) Einen Beweis für die Behauptung Beyerinck's, daß sich die Gallen (wohl nur die Frühjahrsformen) im gleichen Verhältnis wie die sie tragenden Blätter ent-

Was die Vorgänge im Ei während der ersten 15 Tage anbetrifft, so überschreitet eine genauere Darstellung der sich in diesem Zeitraum abspielenden Entwicklungsphasen den Rahmen der Arbeit. Ich möchte nur so viel bemerken, daß sich nach dem Zurücktreten des Eiplasmas aus dem Eistiel und der oben erwähnten Membranbildung aus dem körnigen Eiweiß ein dunklerer Kern herausdifferenziert und das Ei nach 4 Tagen in das für Arthropoden charakteristische Stadium der superfiziellen Furchung[1]) tritt (Taf. XV, Fig. 1 *b*). Äußerlich betrachtet, erweitert sich das Ei dann im Laufe der nächsten 12 Tage nach der einen Seite um seine eigene Größe und man kann im Inneren die Form der langgestreckten Larve undeutlich erkennen. Das Ei, das vorher die Blattfläche nur in einem Punkte berührte, hat sich, wie aus Textfig. 2 hervorgeht, eng an die Oberfläche des Blattes angelegt, und erst jetzt ist die von Beyerinck erwähnte feste Verbindung eingetreten. Diese Anschmiegung geht so weit, daß alle Unebenheiten der Blattspreite auch in der Membran des Eikörpers zu erkennen sind, so daß häufig Fremdpartikel, die sich gerade an der Stelle befanden, in die Eihaut eingedrückt sind.



Fig. 2. Schnitt durch Larve und Blatt vor Beginn der Gallenbildung. *a* Blattoberseite. Vergr. 120.

Wie ich beim Überblick über die gesamte Entwicklung erwähnte, tritt die Gallenbildung am 16. Tage nach der Eiablage ein, und wir kommen damit zu dem Punkte, der die Gallenforscher von jeher am meisten interessiert hat, nämlich zur Frage der ersten Gallenbildung und des Gallenreizes überhaupt.

Man kann in der Geschichte dieser Frage zwei Perioden unterscheiden: Bis zum Jahre 1872 nahm man allgemein an, daß der Gallenreiz durch ein beim Cynipidenstich in die Wunde ergossenes Sekret verursacht würde. Vertreter dieses Standpunktes sind die ältesten uns bekannten Gallenforscher Malpighi[2]), Réaumur[3]), Prillieux[4]),

wickeln, lieferte mir eine Baccarum-Galle, die ich im Warmhause auf einem abgeschnittenen Zweige in 14 Tagen zur vollständigen Entwicklung brachte. Ob nun dabei auch die Larve ihre normale Entwicklung erfahren hatte, konnte ich noch nicht entscheiden.

1) Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, pag. 133. 8. Aufl. 1907.

2) Marcelli Malpighii opera, Tomus sec.: De Gallis, pag. 37. Londini 1686.

3) Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, Tome III.

4) Prillieux, Formation et développement de quelques Galles. Annales des sciences nat. Botan. 6. Série, Tome III.

Lacaze-Duthiers[1]), die zum Teil recht eigenartige Erklärungen geben: So schreibt Malpighi die Entstehung der Galle einer Gärung zu, die nach Einführung eines Fermentes entsteht — „vitrioli enim portio, quae in Quercubus luxuriat, infuso terebrae ichore, turgentiam concipit“ —, Lacaze-Duthiers einem ähnlichen wie beim Bienenstich eingespritzten Gifte.

1872 sprach sich Thomas[2]) gegen diese Hypothesen aus, aber erst Adler und Beyerinck gaben dieser Behauptung durch experimentelle Untersuchungen eine bestimmte Form.

Adler[3]) sagt über die ersten Anfänge der Gallenbildung: „Bei den Gallwespen wird erst durch die ausschlüpfende Larve die Galle erzeugt, wie sich unschwer nachweisen läßt . . . Natürlich wird es von Interesse sein, den Zeitpunkt wahrzunehmen, wo die Larve dem Ei entschlüpft und die Gallbildung einleitet. Leider ist dies recht schwierig. Mag das Ei in einer Knospe oder einem Blatt eingeschlossen sein, stets ist es dem Blicke entzogen und es hält schwer, den Moment abzupassen, wo die Larve ausschlüpft. Es ist mir gelungen, einigemal bei Neuroterus laeviusculus (einer nahen Verwandten von Neuroterus numismatis, d. Verf.) und Biorhiza aptera dieses Stadium zu beobachten. In dem Augenblick nun, wo die Larve die Eihaut durchbrochen hat und zum ersten Male mit den feinen Kiefern die nächstgelegenen Zellen verwundet, beginnt eine rapide Zellenwucherung. Dieselbe geht so rasch vonstatten, daß, während die Larve mit dem Hinterleibsende noch in der Eihaut steckt, vorn bereits eine wallartige Wucherung von Zellen sich erhebt.“

Beyerinck, dessen Arbeit 1 Jahr später erschien, steht auf einem ganz anderen Standpunkte. Er sagt im Schluß[4]) seiner Beobachtungen: „Einige Autoren (gemeint ist wohl Adler) haben in dem Nagen der Gallenlarve einen Reiz sehen wollen, welcher, nach ihrer Ansicht, die pflanzlichen Gewebe affizieren, möglicherweise zur Wucherung bringen könnte. — Freilich besitzen die Cynipidenlarven schon dann, wenn dieselben noch als vollständig kugelförmige Tiere innerhalb der Eischale eingeschlossen sind, feine Chitinkiefer, allein, zu dieser Zeit, wenn von einem Zernagen der pflanzlichen Zellen natürlich kein Reden sein kann,

1) Lacaze-Duthiers, Recherches pour servir à l'histoire des Galles. Annales des sciences nat. Botan. 3. Série, Tome XIX.

2) Thomas, Zur Entstehung der Milbengallen und verwandter Pflanzenauswüchse. Botan. Zeitg. 1872, Sp. 281 ff.

3) l. c. pag. 209 f.

4) l. c. pag. 180.

ist das Wachstum des Gallplastems (d. i. Neubildungsgewebe der Galle, d. Verf.) schon in vollem Flusse."

Wenn ich die Differenz, die zwischen den beiden genannten Forschern besteht, noch einmal kurz hervorheben darf, so ist es die, daß Adler vor dem Einsetzen der Gallenbildung ein Durchbrechen der Eihaut und damit eine Verwundung des pflanzlichen Gewebes von seiten der Larve annimmt, während Beyerinck auf dem Standpunkte steht, daß eine Gallenwirkung schon von der noch vollständig in der Eihaut eingeschlossenen Larve ausgehe.

Bevor ich nun zu meinen Beobachtungen übergehe, möchte ich Adler's Angabe bestätigen, daß es tatsächlich sehr schwer ist, gerade den Moment der ersten Gallenbildung abzupassen, denn sobald diese einmal eingesetzt hat, greift sie mit einer rapiden Geschwindigkeit um sich. Es gelang mir jedoch, dieses Stadium zu finden und in Taf. XV, Fig. 2 wiederzugeben. An der Hand dieser Figur möchte ich den Vorgang folgendermaßen erklären:

Die in der Eihaut noch vollständig eingeschlossene Larve durchbricht diese an einer Stelle und senkt in die Epidermis des Blattes ein Organ ein (Taf. XV, Fig. 2*a*), durch das die Cuticula durchbrochen und das pflanzliche Gewebe verletzt wird, ganz analog der von Magnus (vgl. pag. 280) festgestellten Verletzung bei der Rose, nur daß sie dort schon bei der Eiablage stattfindet.

Die Deutung dieses Organs bereitete einige Schwierigkeiten, da mir in der zoologischen Literatur über die ersten Entwicklungsstadien der Cynipiden keine Hilfsmittel zur Verfügung standen. Wohl ist hier die Arbeit von Rössig[1]) zu nennen, aber sie behandelt viel spätere Entwicklungsstadien, und auch aus der ausführlichen Arbeit von Carrière und Bürger[2]) konnte ich nichts entnehmen.

Der intensiv rote Farbton jedoch, den dieses eingesenkte Organ bei der oben angeführten Behandlung annahm, ließ mich auf Chitinstruktur schließen und legte mir die Vermutung nahe, daß es sich um einen zum Kieferapparat gehörigen Körperteil der Larve handle.

Dieser Ansicht pflichtete auch Herr Prof. Heymons bei, der die große Liebenswürdigkeit hatte, die Präparate durchzusehen und dem ich auch an dieser Stelle nochmals meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

---

1) Vgl. Anm. 2, pag. 280.

2) Carrière und Bürger, Entwicklung der Chalicodoma muraria im Ei. Nova Acta Acad. Leop. 1898, Bd. V. 69, Nr. 2.

Herr Prof. Heymons konnte mir mit ziemlicher Sicherheit erklären, daß es sich um die Kiefer handle, da er sowohl den Ansatz derselben an den Darm als auch die Nähe der Speicheldrüsen feststellen konnte, und wenn sich auch aus den vorhandenen Präparaten der Zusammenhang mit den übrigen Organen des Körpers nicht genügend klar feststellen ließ, so sprach doch nichts gegen die Annahme, daß es die Kiefer seien, die in die pflanzliche Epidermis eingesenkt werden.

Wenn man nun bedenkt, daß der eingesenkte Kieferapparat nur einen Durchmesser von 10—12 μ hat, so ist es erklärlich, daß die Wahrscheinlichkeit, ihn bei einem mit der Hand geführten Schnitt zu treffen, nur äußerst gering ist, und er kann Beyerinck bei seinen Untersuchungen wohl entgangen sein, denn ein Schnitt, der an einer anderen Stelle geführt wird, muß natürlich den Anschein erwecken, als ob das Tier in der Eihaut noch vollständig eingeschlossen liegt.

Vor Besprechung der Entwicklung der eigentlichen Gallenbildung scheint es mir ratsam, auf die schon von Lacaze-Duthiers[1]) und Beyerinck[2]) gegebene anatomische Struktur eines jungen, noch in der Knospe eingeschlossenen Blättchens näher einzugehen, denn durch die angewendete Färbemethode war es mir möglich, auch die Zustände der Zellkerne[3]) genauer zu studieren.

Das in der Knospe zusammengefaltete Blättchen hat schon fast die Dicke des entfalteten und vollkommen ausgewachsenen Blattes. Die Epidermis der Ober- und Unterseite zeigt insofern Unterschiede, als die Zellen auf der Oberseite bedeutend größer sind und durchgehends ruhende Zellkerne führen (Textfig. 2*a*), während sich die etwas kleineren Epidermiszellen der Unterseite — jedoch nur an den gefäßbündelfreien Stellen — in lebhafter Teilung befinden. Von den Zellen des Mesophylls hebt sich deutlich das jetzt noch einschichtige Palisadenparenchym durch seine senkrecht zur Oberfläche gestreckten Elemente ab. Die Zellen der übrigen drei bis vier Schichten, aus denen das Schwammparenchym hervorgeht, schließen einstweilen noch lückenlos aneinander. Über die Beschaffenheit der Zellkerne des Mesophylls möchte ich bemerken, daß sie im Palisadenparenchym und in der diesem auf der Unterseite entsprechenden subepidermalen Schicht fast durchgehends

1) l. c. pag. 115.

2) l. c. pag. 87.

3) Nach der von Hof angegebenen Methode „erscheinen die Kernkörperchen ruhender Kerne intensiv rot gefärbt, während bei in Teilung befindlichen Kernen das Chromatin intensiv rubinrot, das Kinoplasma hellviolett tingiert ist“ (l. c. pag. 5).

ruhen, und nur in den in der Mitte gelegenen Zellschichten befinden sie sich in lebhaftester Teilung. Diese verschiedenartige Beschaffenheit der Zellkerne kommt, wie wir unten sehen werden, auch in der Entwicklung der Galle zum Ausdruck.

Die ersten Wirkungen des Gallenreizes (Taf. XV, Fig. 2) äußern sich nun in der Epidermis der Blattoberseite, und zwar darin, daß sich die Zellen und ruhenden Zellkerne mit ihren Nukleolen sowohl an der Stelle, an der das Ei liegt und die Verletzung stattgefunden hat, als auch in einiger Entfernung von dieser vergrößern, und daß das Protoplasma der Zellen und das Chromatin der Kerne größere Färbbarkeit annehmen, woraus man auf eine regere Tätigkeit in den infizierten Zellen schließen kann. Gerade an der intensiven Farbstoffaufnahme des Protoplasmas wie der Kerne dieser Zellen kann man die jeweilige Ausdehnung des Infektionsherdes sehr deutlich erkennen.

Ich betone jedoch ausdrücklich, daß diese Vergrößerung der Zellen und ihrer Kerne auch unmittelbar unter dem Ei stattfindet, denn Beyerinck sagt im Gegensatz dazu an der betreffenden Stelle seiner Entwicklungsgeschichte[1]): „Während die Neubildung des Plastems noch dadurch fortdauert, daß stets neue, darangrenzende Gewebeschichten des Blattes, in Plastem übergehen, tritt an der Berührungsstelle des Eies mit demselben, in gleicher Weise wie bei der Terminalisgalle, eine Wachstumshemmung ein, welche auch in diesem Falle Ursache der Entstehung der Larvenkammer ist. Diesen Vorgang sollen die halbschematischen Fig. 30*a*, *b*, *c* und *d*, Taf. II (reproduziert in Fig. 3, d. Verf.) veranschaulichen . . . Die verschiedenen Stadien dieser Überwallung: die Bildung des Plastemwalles rings um die Larve, die Erhebung desselben bis oberhalb des Larvenkörpers und das Zusammenneigen der Wulstränder, wodurch das Kammerloch entsteht, alle diese Vorgänge werden durch die angeführten Figuren so vollkommen deutlich, daß ein längeres Verweilen bei denselben unnötig erscheint.“

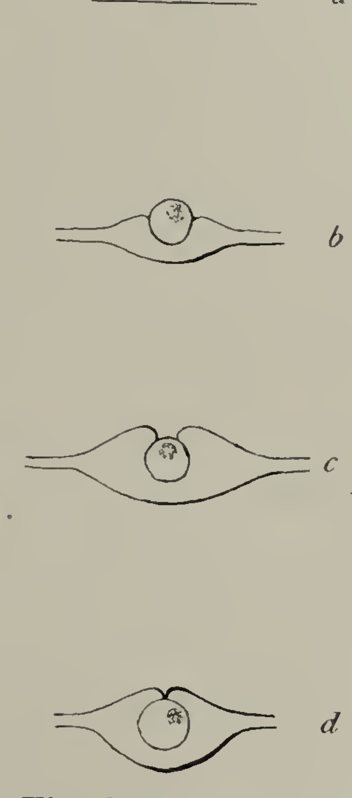


Fig. 3. Bildung der Larvenkammer nach Beyerinck. Vgl. Text.

Gerade diese Stelle war es, die mich zu meinen Untersuchungen anregte, denn eine große Anzahl von Fragen bleibt bei diesen Aus-

1) l. c. pag. 89 f.

führungen Beyerinck's unaufgeklärt: Wie kommt es, daß an der Stelle, wo das von der Larve abgesonderte Enzym am stärksten wirken muß, keine Vergrößerung der Zellen stattfinden soll, sondern nur in einiger Entfernung? Was wird aus der Epidermis unmittelbar unter dem Ei? Aus Beyerinck's Figuren muß man annehmen, daß sie in Nährgewebe umgewandelt wird, da sie die Larve unmittelbar berührt. Wie kommt das „Sinken“[1]) oder „Vergraben“[2]) zustande, Vorgänge, für die ihn seine Erklärungen selbst nicht befriedigen?[3]) Ich hoffe, daß alle diese Fragen durch meine Untersuchungen hinreichend klargelegt werden.

Wenn nach den oben erwähnten ersten Anzeichen der Gallenbildung die Vergrößerung der Zellen an der betreffenden Stelle das ganze Blattgewebe ergriffen hat, beginnt von der Epidermis her eine rapide Auflösung des infizierten Gewebes, die so schnell vor sich geht, daß im Laufe von 24 Stunden eine Höhlung von der Größe der Larve entstanden ist (Taf. XV, Fig. 3*a*), und zwar ist die Form der Kammer so, daß die Öffnung in der Epidermis nur aus zwei bis drei Zellen im Quadrat besteht, während sie sich im Mesophyll kugelartig erweitert. Ein Schnitt, der seitlich von der Medianebene geführt ist, kann also den Anschein erwecken, als ob der Hohlraum in der Mitte des Mesophylls, noch von einigen Zellschichten bedeckt, entstünde. — Jedoch ist ausdrücklich zu bemerken, daß die Eihülle mit der Larve in diesem Stadium der Kammerbildung noch außerhalb des Loches der Epidermis aufliegt (Taf. XV, Fig. 3*b*). Während dieser Vorgänge wachsen die Epidermiszellen in einiger Umgebung der Larve papillenartig aus (Taf. XV, Fig. 3*c*) und in diesen sowie in den darunter liegenden Palisadenzellen treten Zellteilungen durch perikline Scheidewände auf, wobei man alle möglichen Stadien der vegetativen Zellteilung sehr schön beobachten kann.

Nachdem so die Larvenkammer vorgebildet und die Zellteilungen eingeleitet sind, folgt das Stadium des Ausschlüpfens der Larve aus der Eihaut in den Hohlraum, ein Vorgang, der im Verhältnis zur Bildung der Kammer langsam vor sich geht, denn er nimmt den 17. bis 19. Tag der Entwicklung in Anspruch. Infolgedessen ist es leicht, beim Ausschlüpfen der Larve alle Stadien zu beobachten. Überhaupt muß das Einkriechen in die Kammer für das Tier mit ziemlich großen Anstrengungen verbunden sein, denn, wie man aus Taf. XV, Fig. 3, er-

1) l. c. pag. 90.
2) l. c. pag. 181.
3) l. c. pag. 90.

sieht, ist die Larve im Verhältnis zum Durchmesser der Eingangsöffnung groß, so daß sie sich beim Eingang stark zusammenpressen muß (Taf. XV, Fig. 4). Wie fest diese Einschnürung ist, geht auch daraus hervor, daß es mir einigemal gelang, von einer Larve, die sich zur Hälfte schon in der Larvenkammer befand, zur Hälfte noch in der Eihülle war, die letztere herunterzuziehen, während das Tier selbst in der Öffnung stecken blieb. Der Grund dafür, daß die Eingangsöffnung so klein angelegt wird, könnte vielleicht darin zu suchen sein, daß sich die kleine Öffnung nach dem Einschlüpfen schneller schließt als eine große.

Scheinbar hat Adler, der ja auch das Ausschlüpfen der Larve schon beobachtete, von der Vorbildung des Hohlraumes nichts gewußt und doch ist ohne sein Vorhandensein ein Ausschlüpfen eigentlich undenkbar. Erst jetzt, wo wir wissen, daß die Larve in eine vorgebildete Larvenkammer kriecht, wird uns das von Beyerinck als rätselhaft hingestellte „Einsinken“ klar. Wenn man eine Gallenbildung in diesem Stadium bei schwacher Vergrößerung von der Fläche betrachtet, so kann es allerdings den Anschein erwecken, als ob das Ei zwischen den ringsum wachsenden Epidermiszellen einsinke.

Während der Ausbildung der Larvenkammer ist auch die Epidermis der Blattunterseite in der Mitte der Gallenbildung in Teilung getreten (Taf. XV, Fig. 3*d*) und das Palisadenparenchym hat seine doppelte Ausdehnung erreicht; die ersten Teilungswände sind fertig ausgebildet und in den Tochterzellen legen sich die zweiten gerade an (Taf. XV, Fig. 3*e*). Die Zellen der Mittelschichten des Mesophylls haben sich senkrecht zur Oberfläche gestreckt und befinden sich, dem ursprünglichen Zustand des normalen Blättchens entsprechend (vgl. pag. 289), in lebhafter Zellteilung, während die Subepidermalschicht der Unterseite gegen die Palisadenschicht stets etwas im Rückstande ist (Taf. XV, Fig. 3*f*).

Wenn sich die Larve vollständig in der Kammer befindet (Taf. XV, Fig. 5), zeigen die schlauchförmigen Zellen in ihrer Umgebung trübkörniges Protoplasma: sie werden zum Nährgewebe. Jetzt erst teilt sich die Subepidermalschicht der Unterseite zum zweiten Male, während die Zellen, die aus dem Palisadenparenchym hervorgegangen sind, keine Scheidewände mehr anlegen, sondern sich nur in tangentialer Richtung etwas strecken. Damit haben die Teilungen der beiden letztgenannten Schichten ihr Ende erreicht, denn die weitere Vergrößerung der Galle beruht nur noch auf Teilung neuer normaler Blattparenchymzellen und der Mittelschichten des bereits affizierten Mesophylls, wie schon Pril-

lieux[1]) sagt: „C'est surtout dans la couche moyenne que l'hypertrophie et la prolifération des cellules atteint son maximum."

Die Epidermiszellen, die sich meistens nur einmal teilen, wachsen nach dem Einschlüpfen der Larve weiter schlauchförmig aus, jedoch nicht radial nach dem Mittelpunkt der Gallenbildung, sondern es sind zwei Richtungen bevorzugt (Textfig. 4). Der Verschluß der Galle findet aber nicht durch die Epidermiszellen — gewöhnlich befindet sich zwischen diesen noch die leere Eihülle — sondern durch die aus den Palisadenzellen hervorgegangene Schicht statt (Taf. XV, Fig. 6).

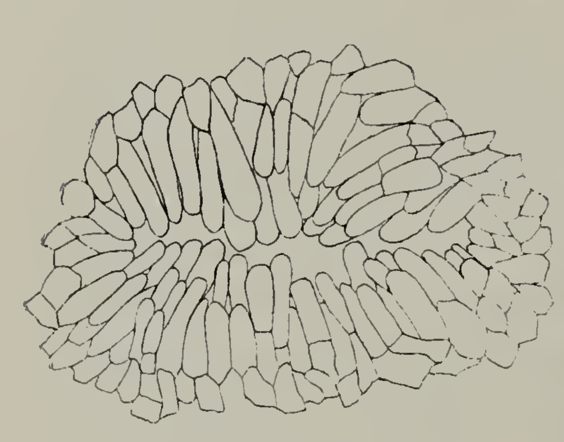


Fig. 4.

Fig. 4. Oberflächenansicht des Zentrums der Vesicator-Galle. Vergr. 150.

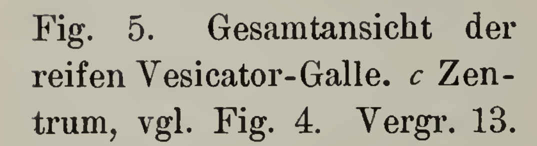


Fig. 5. Gesamtansicht der reifen Vesicator-Galle. *c* Zentrum, vgl. Fig. 4. Vergr. 13.



Fig. 5.

Die äußere Form der bereits von Prillieux[2]) eingehend beschriebenen reifen Galle ist in Textfig. 5 wiedergegeben. Sie besteht aus einer linsenförmigen Erhebung auf beiden Seiten des Blattes und geht an ihren Rändern kontinuierlich in die normale Blattspreite über. Die radiale Streifung rührt von den Nerven des Blattes her, die infolge der Anschwellung stark in die Länge und Breite gezogen sind. Im Zentrum (*c*) erkennt man die schlauchförmigen und in Textfig. 4 bei stärkerer Vergrößerung abgebildeten Epidermiszellen.

Wenn wir die ganze Entwicklung der Visikatorgalle noch einmal kurz überblicken, so hat sie sich folgendermaßen abgespielt: Am 16. Tage nach der Eiablage beginnt die Gallenbildung nach voran-

1) l. c. pag. 118.
2) l. c. pag. 114.

gehender Verletzung der pflanzlichen Epidermis durch den Kieferapparat der Larve; man kann wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß es sich dabei um einen von der Larve ausgeschiedenen Stoff[1]) handelt. Mit großer Geschwindigkeit wird das ganze Blattgewebe an der betreffenden Stelle affiziert, und schon am 17. Tage ist durch Auflösung der Zellen unter der Larve ein Hohlraum entstanden, die künftige Larvenkammer. Im Laufe der nächsten 2—3 Tage schlüpft die Larve aus der Eihaut in diese Höhlung hinein. Im Blattgewebe vollziehen sich folgende Veränderungen: Die Epidermiszellen wachsen um die Eingangsöffnung zur Larvenkammer schlauchförmig aus, ohne diese jedoch zu schließen. Der Verschluß der Galle geht vielmehr von den ehemaligen Palisadenzellen aus, die sich ebenso wie die Subepidermalschicht der Blattunterseite nur zweimal, d. h. in je vier Zellen, teilen. Die Nährschicht wird aus den Mittelschichten des Mesophylls durch eine beliebige Anzahl von Zellteilungen gebildet. Die Epidermis der Blattunterseite teilt sich nur einmal in der Mitte der Gallenbildung.

II. Teil.

Vergleichende Untersuchung der Sklerenchymzellen von Quercus pedunculata Ehrh., sessiliflora Smith und von den auf ihr auftretenden Cynipidengallen.

Dank der Untersuchungen Prillieux's[2]), Lacaze-Duthier's[3]), Beyerinck's[4]), Hieronymus'[5]), Küstenmacher's[6]), Küster's[7]) und anderer sind wir über die Anatomie der Cynipidengallen ziemlich genau orientiert. Da die genannten Autoren gewöhnlich eine möglichst große Anzahl von Gallenarten behandeln und sich meistens nicht auf die Cynipidengallen beschränken, so geben sie zwar genaue Angaben über die Verteilung der Gewebe in den Gallen, auf die Form der

1) Nach Molliard, Remarques sur le déterminisme des Galles, Bulletin de la soc. botan. de France 1910, handelt es sich scheinbar um eine chemische Einwirkung.

2) Vgl. Anm. pag. 285.

3) Vgl. Anm. pag. 286.

4) Vgl. Anm. pag. 279.

5) G. Hieronymus, Beiträge zur Kenntnis der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben. Ergänzungsheft z. 68. Jahresber. der Schles. Ges. f. vaterländ. Kult. 1890.

6) M. Küstenmacher, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes. Pringsh. Jahrb. 1894, Bd. XXVI.

7) Ernst Küster, Beiträge zur Kenntnis der Gallenanatomie. Flora 1900.

einzelnen Elemente gehen sie jedoch gar nicht oder nur ganz gelegentlich ein. Sie setzen aber damit nicht voraus, daß alle diese Elemente sowohl bei den einzelnen Gallen die gleichen sind als auch mit denen des normalen Baues der sie tragenden Mutterpflanze übereinstimmen: So wird von Küster hervorgehoben, daß die bei Neuroterus numismatis auftretenden zweiarmigen Haare und die einseitig verdickten Steinzellen der Gallen in der Eiche nicht vorkommen, und es zeigt schon die Betrachtung der vorhandenen anatomischen Abbildungen, daß z. B. die für die Cynipidengallen so charakteristische Schutzschicht aus sehr verschiedenartigen sklerenchymatischen Elementen bestehen kann. Ich entschloß mich daher, eine möglichst eingehende und genaue vergleichende Beschreibung dieser deutlich abgegrenzten Gewebegruppe, der Sklerenchymzellen, aus einer Anzahl der bekanntesten und verbreitetsten Cynipidengallen der Eiche zu versuchen.

Es sind schon von verschiedenen Seiten Vorschläge zu einer systematischen Einteilung der Gallen gemacht worden[1]). Ich werde mich im folgenden jedoch an keine dieser Einteilungen halten, sondern die Gallen in der Reihenfolge aufzählen, wie sie nach ihren Sklerenchymzellen miteinander verwandt sind.

Andricus globuli Hart.[2])

Die Galle von Andricus globuli, der agamen Form zu Andricus inflator, sitzt als „dunkelgrüne, heller punktierte, von Hüllblättern mehr oder weniger bedeckte Kugel von ca. 6 mm Durchmesser“ am Vegetationspunkt der Zweige. Diese Beschreibung Küstenmacher's[3]) möchte ich dahin ergänzen, daß die unveränderten Knospenschuppen die Hüllblätter bilden, die gewöhnlich in Fünfzahl angeordnet sind. Da das Parenchym der Galle bis auf die Stellen unter den Schuppen chlorophyllhaltig ist, erscheint bei der losgelösten Galle ein hellgelber, fünfteiliger Stern.

Da ich außer den Angaben von Küstenmacher und Hieronymus[4]), die nur allgemeiner Natur über die Verteilung der Gewebe sind, sonst in der Literatur über die Galle nichts gefunden habe, so will ich auf die Anatomie der Schutzschicht und dann der Galle überhaupt etwas näher eingehen.

1) Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 287. Küstenmacher, l. c. pag. 110. Küster, l. c. pag. 119.

2) Fundort und Zeit: Meuro b. Wittenberg, Aug. u. Sept.

3) l. c. pag. 119.

4) l. c. pag. 211.

Textfig. 6 gibt einen Schnitt durch die reife Galle, wie man sie Anfang September finden kann, wieder. Sklerenchymzellen treten nur in der Schutzschicht (Textfig. 6*s*) auf, die aus etwa sechs Zellreihen besteht. Textfig. 7 zeigt die Elemente der Schutzschicht bei stärkerer Vergrößerung: Die allseitig gleichmäßig verdickten Zellen mit ziemlich großem Lumen — es nimmt etwa $^1/_3$ des Durchmessers der Zelle ein — sind tangential zur Larvenkammer etwas gestreckt und bilden kleine Interzellularräume (Textfig. 7*i*). Die Tüpfelung ist reich und die Tüpfel selbst

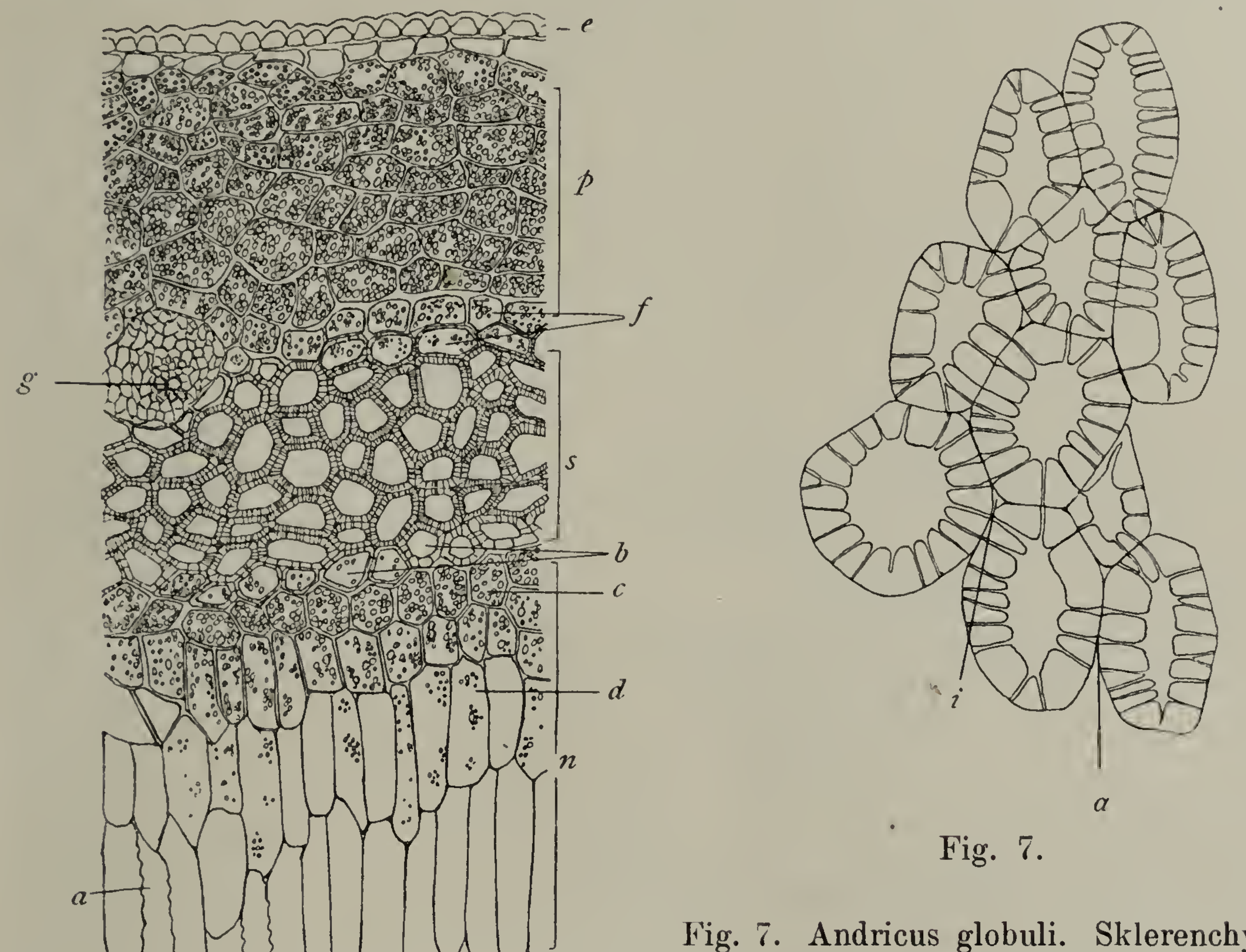


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 7. Andricus globuli. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht, vgl. Text. Vergr. 290.

Fig. 6. Andricus globuli. Schnitt durch die reife Galle. *e* Epidermis, *p* Stärkeparenchym, *s* Schutzschicht, *n* Nährgewebe, *a* angenagte Nährzelle, *b* Neubildung von Nährgewebe aus Schutzgewebe, *c* maximale Anhäufung von Stärkekörnern im Nährgewebe, *d* Auflösung der Stärke, *f* Umwandlung von Stärkeparenchym in Schutzgewebe, *g* Gefäßbündel. Vergr. 90.

durchsetzen meistens die ganze Zellwand, um außen gegen den korrespondierenden Tüpfel der Nachbarzelle mit einer kleinen, trichterförmigen Erweiterung zu münden (Textfig. 7*a*).

Nach außen schließt sich an die Schutzschicht ein außerordentlich stärkehaltiges Parenchym an, das zusammen mit der Epidermis bei der Überwinterung von der Galle losgelöst wird. Dadurch kommt die

Schutzschicht nach außen zu liegen, so daß ich die Galle im Frühjahr als weißliche Kugel mit steinharter Schale, der Schutzschicht, unter dem Laub der Eichenbäume fand.

Innen grenzt an das Sklerenchymgewebe die Nährschicht an (Textfig. 6 *n*), um diese Zeit bereits die sekundäre. Auf die Entstehung dieser sekundären Nährschicht, deren Vorhandensein sich bei den höher organisierten Cynipidengallen nicht allgemein, aber doch sehr häufig konstatieren läßt, und deren Entwicklung überall im wesentlichen die gleiche ist, möchte ich etwas näher eingehen.

Der erste, der uns auf die Entstehung von Nährgewebe aus sklerenchymatischen Elementen — das sogenannte „sekundäre Nährgewebe" im Gegensatz zum „primären", das sich unmittelbar aus dem Gallplastem herausdifferenziert — aufmerksam gemacht hat, war Beyerinck. Er zeigte es für die Gallen von Dryophanta folii [1]) und in gewissem Sinne auch für Biorhiza terminalis [2]). Da die Entstehung des sekundären Nährgewebes bei allen Cynipidengallen die gleiche ist und bei Andricus globuli sich besonders gut verfolgen läßt, möchte ich meine Beobachtungen an dieser Stelle wiedergeben. Vergegenwärtigen wir uns zunächst in der Hauptsache das, was Beyerinck über diesen sonderbaren Vorgang sagt:

„Die in dem dickwandigen sklerotischen Gewebe auftretende Veränderung ist sehr merkwürdig . . . In Gallen von ca. 7 mm Mittellinie ist es leicht am Ende des Monats Juli die Entstehung des sekundären Nahrungsgewebes zu verfolgen. In den sich vergrößernden Zellen sieht man zuerst Stärkekörnchen auftreten . . . Die Jodiumreaktion lehrt, daß die Stärke in dem Gewebe, welches sich weiter zu vergrößern aufhört, allmählich verschwindet — das ausgewachsene sekundäre Nahrungsgewebe ist gänzlich stärkefrei. Zu gleicher Zeit mit der Stärke entstehen im dickwandigen Gewebe zahlreiche Vakuolen, deren Auftreten offenbar mit der beträchtlichen Zellenvergrößerung in Beziehung steht . . . Im sekundären Nahrungsgewebe der Foliigalle verschwinden die Vakuolen, ebenso wie die Stärke, zuletzt wieder vollständig, der Raum innerhalb der Zelle, welcher dadurch entsteht, füllt sich mit dem, durch Imbibition mit Eiweiß und Öl anschwellenden Protoplasten."

Meine Beobachtungen decken sich im wesentlichen mit Beyerincks Angaben, zu denen ich noch einige Bemerkungen hinzufügen möchte. Sie geben jedoch keine Lösung des Problems und sind nur als eine Mitteilung der beobachteten Tatsachen zu betrachten.

1) l. c. pag. 115 ff.
2) l. c. pag. 78.

Zunächst sei betont, daß in den zur Umwandlung bestimmten, verholzten Zellen keine Stärke vorhanden ist, obwohl das Parenchym, aus dem diese Holzzellen entstanden sind, außerordentlich stärkereich war. Behandelt man ein Präparat, in dem die Wände der Sklerenchymzellen noch in der Entwicklung begriffen sind und etwa die Hälfte ihrer endgültigen Dicke erreicht haben, mit Chlorzinkjod, so sieht man, daß das Zellumen mit einer dicken Schicht von Zellulose ausgekleidet ist, die sich tiefblau färbt. Man erkennt auch deutlich, daß mit der Zunahme der Wanddicke der Stärkegehalt der Zellen abnimmt, so daß die vollkommen verholzte, ausgewachsene Sklerenchymzelle keine Stärke mehr enthält.

Da die Umwandlung dieser Schutzschicht in sekundäres Nährgewebe, wie schon erwähnt, bei allen Gallen in gleicher Weise vor sich geht und die Steinzellen der Globuli-Gallen verhältnismäßig wenig dickwandig sind, möchte ich die weiteren Vorgänge — wenigstens für die Zellwände — an einer anderen Galle demonstrieren, bei der die Sklerenchymzellen eine stärkere Wandverdickung haben und sich die Umwandlungen dementsprechend besser beobachten lassen. Ich wähle zu diesem Zwecke die Zellen der Schutzschicht von Biorhiza terminalis, deren Typus in Textfig. 8*a* wiedergegeben ist.



Fig. 8. Biorhiza terminalis. Umwandlung der Schutzzellen in Nährgewebe. *a* Normale, verholzte Schutzzelle, *b* Verquellen der Zellwand, *c* die sekundäre Membran ist vollständig verquollen und gibt Zellulosereaktion, *d* Auflösung der sekundären Membran. Vergr. 436.

Die ersten Anzeichen der Umwandlung in Nährgewebe dokumentieren sich darin, daß die verholzten Zellmembranen beginnen, wieder Zellulosereaktion zu geben, und zwar findet die Verwandlung von der Innenseite der Wand nach außen zu statt, d. h. in umgekehrter Richtung, in der sich die Verholzung vollzogen hat.

Bei der Umwandlung der Holzwände in Zellulose quillt die sekundäre Wandverdickung so stark auf (Textfig. 8*b*), daß die Tüpfel vollständig verschwinden (Textfig. 8*c*)[1]. Primäre und sekundäre Zellwand zeigen aber

1) Die verschiedene Tönung der Zellen soll die mehr oder weniger starke Zellulosereaktion veranschaulichen.

immer noch ein vollständig homogenes Aussehen, und erst allmählich heben sich beide deutlich voneinander ab, wobei die sekundäre Membran ihre deutliche Abgrenzung gegen das Zellumen verliert (Textfig. 8 *d*). Bei der Chlorzinkjodreaktion ist die Auflösung der Zellulose deutlich sichtbar.

Die weiteren Vorgänge mögen wieder an der Globuli-Galle erläutert werden.

Gleichzeitig mit der Auflösung der sekundären Membran treten Stärkekörner auf, zunächst klein und allmählich größer werdend (Textfig. 6 *b*), bis sie an Größe und Anzahl ein Maximum erreichen (Textfig. 6 *c*). Vielleicht könnte man die Bildung der hier auftretenden Stärke als „Ausdruck für die Steigerung des Inhaltes der Zellen an gelösten Kohlehydraten über eine bestimmte Grenze hinaus“ [1]) auffassen. Die gebildete Stärke ist aber nur transitorischer Natur, denn in dem Maße, wie sich die Zellen der Larvenkammer nähern und strecken, verschwindet die Stärke wieder (Textfig. 6 *d*), wofür dann, wie auch Beyerinck [2]) beobachtet hat, Öl [3]) auftritt. Jedoch ist wohl kaum anzunehmen, daß sich nur die Stärkekörner in Öltropfen und vielleicht gar direkt verwandeln, denn man findet schon vor Beginn der Auflösung der Stärke Öl in den Zellen. Beide Vorgänge, das Verschwinden der Stärke und das Erscheinen des Öles müssen aber unbedingt in irgendwelchem Zusammenhange stehen, denn beide treten stets in umgekehrtem Verhältnis auf. In den unmittelbar zur Aufzehrung bestimmten Zellen (Textfig. 6 *a*) findet sich niemals Stärke, eine Tatsache, die man bei Gallen auch da, wo eine Bildung sekundären Nährgewebes nicht zu beobachten ist, ganz allgemein konstatieren kann [4]).

Wenn nun bei der Globuligalle die Umwandlung der Schutzschicht in Nährgewebe in zentrifugaler Richtung immer weiter fortschreitet, so müßte in Kürze natürlich das ganze Schutzgewebe verbraucht sein, wenn nicht dadurch Ersatz geschaffen würde, daß die außen an die Schutzschicht angrenzenden Zellen des stärkeführenden Parenchyms verholzen. Die dabei auftretenden Vorgänge in bezug auf die Stärke und die Zellwände sind genau die umgekehrten, wie wir sie bei der Bildung des sekundären Nährgewebes kennen lernten:

---

1) Warming-Johannsen, Lehrbuch der allgemeinen Botanik, pag. 384. Berlin 1909.

2) l. c. pag. 117.

3) Der Deutlichkeit halber sind in Fig. 6 die Öltropfen fortgelassen und nur die Stärkekörner angedeutet.

4) Küstenmacher, l. c. pag. 179.

Etwa in der zweiten Reihe von der fertigen Schutzschicht aus beginnen die Zellen Verdickungsschichten in Form von Zellulose aufzulagern (Textfig. 6*f*), wobei man das Schwinden des Stärkegehaltes der Zelle deutlich beobachten kann. Allmählich verholzen die aufgelagerten Verdickungsschichten von außen nach innen, und die vollkommen verholzte Zelle weist keine Stärke mehr auf. Diese Ergänzung der Schutzschicht gibt uns ein getreues Bild der Entstehung der Schutzschicht überhaupt aus dem Gallplastem.

Durch den Ausgleich zwischen Verbrauch und Neubildung wandert die Schutzschicht immer weiter nach außen, so daß die Gefäßbündel (Textfig. 6*g*), die ursprünglich in einiger Entfernung von der Schutzschicht verlaufen, vollständig von mechanischem Gewebe umschlossen werden. Die Wanderung des Schutzgewebes geht aber niemals bis zur Epidermis, da inzwischen die Larve in das Puppenstadium, das Stadium der Ruhe tritt, in dem die Nahrungsaufnahme und dementsprechend auch die Neubildung des sekundären Nährgewebes eingestellt wird. Wie schon eingangs erwähnt, löst sich das unverletzt gebliebene Parenchym — wahrscheinlich nach Verbrauch der Stärke — mit der Epidermis während der Überwinterung von der Galle los.

Als Ursache für die Entstehung des sekundären Nährgewebes kommen zwei Möglichkeiten in Betracht: Entweder können die Zellen an sich die Fähigkeit haben, sich nach ihrer Verholzung in Nährgewebe zu verwandeln, oder die Veranlassung geht von einem durch die Larve ausgeschiedenen Stoff aus, was mir aus folgendem Grunde wahrscheinlicher ist: In der reifen, von der Wespe verlassenen Galle findet sich niemals eine größere Menge unaufgezehrten, sekundären Nährgewebes, was doch wenigstens gelegentlich zu erwarten wäre, wenn die Umwandlung unabhängig vom Tier fortschritte. Man könnte vielleicht dagegen einwenden, daß im allgemeinen mit dem Ausschlüpfen oder dem Tode des Tieres das Leben der Galle und damit auch die Funktion der Zellen ihr Ende erreicht[1]), aber auch in der Inflator-Galle, die nach dem Auskriechen des Tieres noch weiterlebt und sogar Blätter treiben kann, wird sekundäres Nährgewebe nicht mehr gebildet, sobald sie von der Wespe verlassen ist.

So sonderbar die Tatsache der Umwandlung von Sklerenchymzellen im Nährgewebe auch erscheinen mag, finden sich in der Natur doch auch anderweitig ähnliche Lösungsvorgänge, wie man aus der

1) W. Magnus, l. c. pag. 132.

Arbeit von Grüß[1]) ersehen kann, in der die Auflösung verholzter Membranen durch die im Kirschgummi enthaltene Zytase gezeigt wird. Unserem Fall noch weit ähnlicher sind die Vorgänge, die nach Sachs bei der Keimung der Dattel auftreten und auf die ich wegen der vielen Analogien mit der Bildung des sekundären Nährgewebes etwas näher eingehen möchte. Sachs[2]) sagt an der betreffenden Stelle:

„Während das Saugorgan (des Keimes, d. Verf.) sich ausbreitet, wird fortwährend eine dasselbe umgebende Schicht des hornigen Endosperms erweicht; die erweichte Schicht ist ungefähr 1 mm breit und zeigt eine teigartige Beschaffenheit . . . Bei sorgfältiger Betrachtung hinreichend dünner Schnitte gelingt es, die doppelt konturierten primären Häute von den noch hornigen Endospermzellen bis in die erweichte Schicht zu verfolgen und in dieser selbst die primären Häute noch in Gestalt geschlossener Zellen zu erkennen . . . Gewiß scheint mir, daß der Zellstoff der Verdickungsschichten selbst in der Nähe des aufsaugenden Epithels nicht zu einem völlig homogenen Brei innerhalb einer primären Zellhaut zusammenfließt, sondern daß die Verdickungsschichten sehr stark aufquellen."

„Da die Verdickungsschichten der Endospermzellen nur in der unmittelbaren Nähe des immer vorrückenden Saugorgans erweichen, so dürfte wohl die nächste Ursache der Erweichung in dem Saugorgan selbst zu suchen sein. Läge diese Ursache im Endosperm allein, so müßte die genaue Coincidenz auffallen, womit die Erweichung des Endosperms dem Wachstum des davon ganz unabhängigen Saugorgans entspricht. Dieser Umstand macht es eher wahrscheinlich, daß das Epithel einen Stoff an die nächsten Endospermzellen abgibt, der die Lösung des Zellstoffes bewirkt."

Zwar handelt es sich bei der Keimung des Dattelkernes um die Auflösung und Verwendung von „Reservezellulose"[3]) zur Ernährung, aber wenn wir bei den Gallen von der vorangehenden Metamorphose der Holzmembranen in Zellulose absehen, haben wir in beiden Fällen annähernd die gleichen Verhältnisse: Hier ein Parasit, die Cynipidenlarve, die wahrscheinlich durch Ausscheidung irgendeines Stoffes die Umwandlung mechanischen Gewebes in Nährgewebe verursacht, dort

---

1) J. Grüß, Über das Verhalten von Cytase und Cytokoagulase bei der Gummibildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVI.

2) Julius Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Zeitg. 1862. pag. 242 ff.

3) J. Sachs, l. c. pag. 242.

ebenfalls ein Parasit, der Embryo[1]), der dasselbe bewirkt. Auch die Umwandlung selbst weist viele Analogien auf: Die Verquellung und Auflösung der sekundären Wandverdickung, das dadurch bedingte Hervortreten der primären Membran und schließlich das ganz gleichmäßige, vom Parasiten abhängige Fortschreiten der Umwandlung, alle diese Vorgänge sind in beiden Fällen durchaus identisch.

Bevor ich die Besprechung der Globuli-Galle schließe, möchte ich doch eine Eigentümlichkeit nicht unerwähnt lassen, die etwa 30 % der untersuchten Globuli-Gallen zeigten und für die sich zunächst keine rechte Erklärung finden konnte. Es ragen nämlich in die Larvenkammer oft Wülste hinein, bei denen die sekundäre und teilweise auch die primäre Nährschicht noch ihre volle Ausdehnung hat, während in der Umgebung diese und auch ein Teil der sekundären schon längst aufgezehrt ist. Schließlich fand ich, daß in den Wülsten stets ein Hohlraum vorhanden war, in dem Inquilinen-Eier oder -Larven lagen. Einigemal hatte ich auch Gelegenheit, den Stichkanal des Inquilinen durch das Gallengewebe zu beobachten. Die rechtmäßige Bewohnerin hat also diese Stellen des Nährgewebes gemieden, die vielleicht von einem durch den Inquilinen ausgeschiedenen Stoff durchsetzt sind; auf diese Weise kommen beide miteinander nicht in Berührung.

Durch diese Eigentümlichkeit kann man noch bei der reifen Globuli-Galle primäres und sekundäres Nährgewebe nebeneinander liegen sehen. Es fällt sofort der Formunterschied zwischen beiden auf: Die primäre Nährschicht (Textfig. 9) grenzt ihrer ursprünglichen Anlage entsprechend an die Larvenkammer und besteht aus isodiametrischen Kollenchymzellen, die sonderbarerweise in den verdickten Ecken im Querschnitt kreisrunde oder dreieckige Interzellularen führen[2]). An die so gebauten acht bis neun Zellreihen schließt sich nach außen zu das sekundäre Nährgewebe in der oben beschriebenen Form an (Textfig. 6*n*).

Andricus ostreus Gir.[3])

Die äußere Form der Ostreus-Galle, die von Küstenmacher[4]) beschrieben und schematisch abgebildet wird, ist durch die beiden Klappen, zwischen denen die Galle seitlich am Blattnerven sitzt, be-

1) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 221, 4. Aufl.

2) Vgl. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, pag. 26, Fig. 13 *C*. Wien 1881.

3) Fundort und Zeit: Ruhla i. Thür. und Meuro b. Wittenberg. August und September.

4) l. c. pag. 118, Taf. X, Fig. 41.

sonders charakteristisch. Der etwa 4 mm große Gallenkörper selbst ist etwas länglich und rot punktiert auf grünem oder gelblichem Grunde.

Scheinbar haben Küstenmacher zur Untersuchung reife Gallen nicht zur Verfügung gestanden, da er über die Schutzschicht nur die Vermutung ausspricht, daß sie sich erst nach dem Abfallen bilde. Auch hat er wohl die Beschreibung, die Hieronymus[1]) vor ihm von der Galle gab, nicht gekannt, denn es heißt dort: „Sie besitzen eine harte, aus sklerotischen Zellen bestehende Innengalle."

Ich fand die Schutzschicht noch vor Ablösung der Galle vom Blatte folgendermaßen ausgebildet (Textfig. 10*s*): Unmittelbar an die Epidermis grenzen etwa vier Reihen allseitig gleichmäßig verdickter

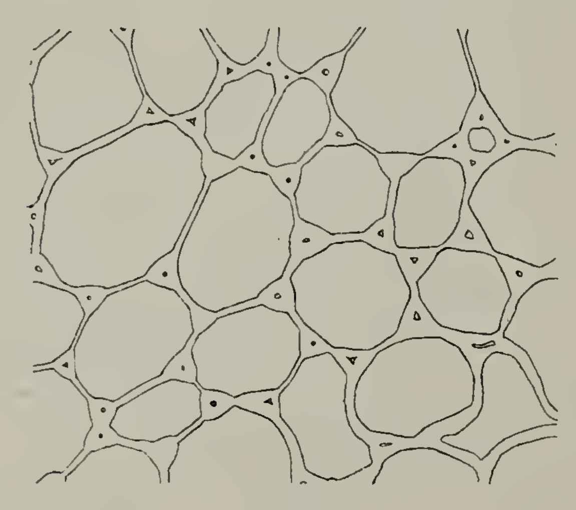


Fig. 9.

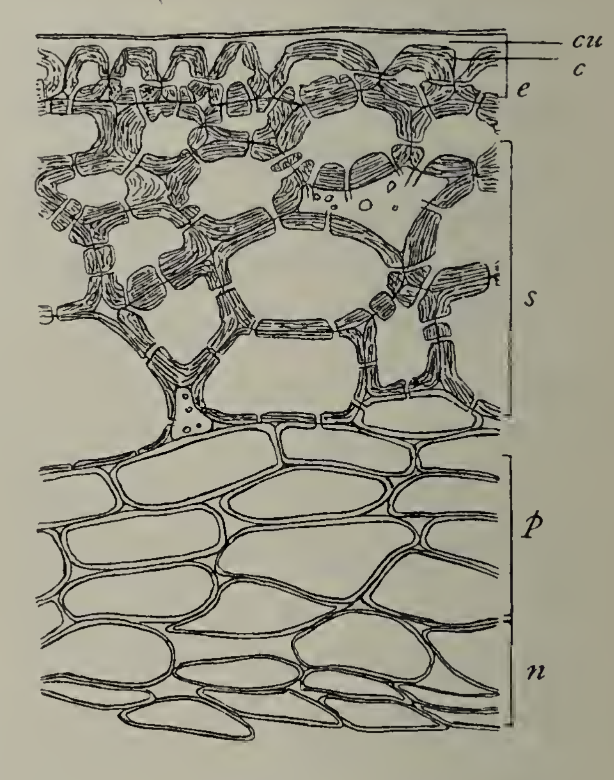


Fig. 10.

Fig. 9. Andricus globuli. Kollenchymatisch verdickte Zellen aus dem primären Nährgewebe. Vergr. 205.

Fig. 10. Andricus ostreus. Schnitt durch die reife Galle. *e* Epidermis, *cu* Cuticularschicht, *c* verholzte Zelluloseschicht, *s* Schutzschicht, *p* dünnwandiges Parenchym, *n* Nährgewebe. Vergr. 354.

Zellen, von denen die äußersten starkwandig sind, während nach innen mit zunehmender Größe und Lumen die Wanddicke und auch der Tüpfelreichtum abnimmt.

Zur Bildung sekundären Nährgewebes kommt es bei der Ostreus-Galle aus verschiedenen Gründen wohl kaum: Einmal ist das primäre Nährgewebe sehr stark ausgebildet, denn es ist zur Zeit, wenn sich die Galle vom Blatt löst, noch nicht vollständig aufgezehrt (Textfig. 10*n*), und zum anderen ist die Schutzschicht so schwach ausgebildet, daß eine Verringerung derselben nicht in Betracht kommen kann. Aus dem zwischen Nährgewebe und Schutzschicht liegenden Parenchym

1) l. c. pag. 206, Nr. 639.

(Textfig. 10*p*) und aus der Tatsache, daß die Verholzung der Schutzschicht von der Epidermis in zentripetaler Richtung vorgeschritten ist, kann man wohl eher auf eine Vergrößerung der Schutzschicht als des Nährgewebes schließen.

Eigentümlicherweise muß man bei der Ostreus-Galle — wir werden später noch weitere Fälle kennen lernen — auch die Epidermis (Textfig. 10*e*) zu den sklerenchymatischen Elementen rechnen. Wenn man mit Haberlandt[1]) in der Außenwand einer Epidermiszelle von außen nach innen Cuticula, Cuticularschicht, Zelluloseschicht unterscheidet, so ist bei der Ostreus-Galle die Zelluloseschicht (Textfig. 10*c*) vollständig verholzt und hebt sich infolgedessen von den übrigen Schichten der Wand durch die deutlich hervortretende, konzentrische Schichtung ab. Diese verholzten Wandteile machen durchaus den Eindruck, als ob es selbständige Zellen wären, zumal da sie auch an den Seiten- und Innenwänden genau wie die Elemente der Schutzschicht mit den Nachbarzellen korrespondierende Tüpfel tragen.

Andricus radicis Fabr.[2])

Die dunkelbraunen, sehr harten, nuß- bis faustgroßen und mehrkammerigen Gallen — zu ihnen gehören die größten Gallenexemplare, die ich überhaupt gefunden habe — entstehen unter der Erde an den Wurzeln alter Eichen. Über die Verteilung der Gewebe in der Galle sind wir durch Lacaze-Duthiers[3]) und Hieronymus[4]) unterrichtet, deren Angaben ich zunächst an Hand der schematischen Textfig. 11 im wesentlichen wiedergebe:

In der reifen Galle besteht das ganze Grundgewebe (Textfig. 11*a*) mit Ausnahme der Partien, in denen die Gefäßbündel zwischen den Larvenkammern verlaufen (Textfig. 11*b*) aus verholzten Elementen. Die Kammern selbst sind je von einer Schutzschicht umgeben, die, wenn sie nahe zusammenrücken, häufig ineinander übergehen — „les couches protectrices des deux loges voisines sont accolées“[5]) (Textfig. 11*c*).

Bei näherer Betrachtung der Gewebselemente ist besonders eigentümlich das Grundparenchym in den äußeren Teilen der Galle, haupt-

1) l. c. pag. 96.
2) Fundort und Zeit: Schmiedeberg (Bez. Halle), September.
3) l. c. pag. 328 f.
4) l. c. pag. 210, Nr. 643 a.
5) Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 329.

sächlich der Anheftungsstelle gegenüber. Die Zellen sind in der Längsachse der Galle etwa um das Doppelte ihres Querdurchmessers gestreckt und zylindrisch, so daß sie auf Querschnitten fast als exakte Kreise erscheinen (Textfig. 12). Durch die außerordentliche Dünnwandigkeit der Zellen im Verhältnis zum Durchmesser und die großen Inter-

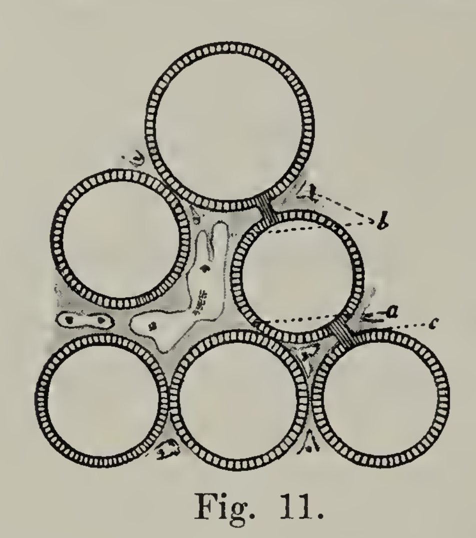


Fig. 11.

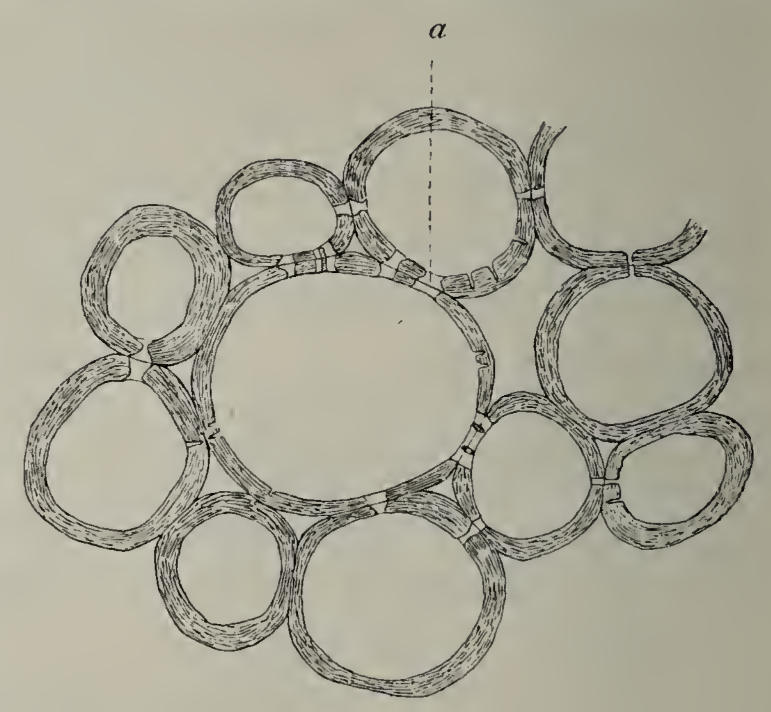


Fig. 12.

Fig. 11. Andricus radicis. Schema der Anordnung der Larvenkammern. *a* Grundparencbym, *b* Gewebe, in dem die Gefäßbündel verlaufen, *c* Schutzschicht.

Fig. 12. Andricus radicis. Schnitt durch das Grundparenchym. Vergr. 235.

zellularräume hat das ganze Gewebe trotz der Verholzung einen schwammigen Charakter. Die geringe Anzahl der Tüpfel wird durch ihre Weite kompensiert, die gewöhnlich an der Außen- und Innenseite der Wand am größten ist. Teilweise haben sie einen Durchmesser von 8 μ (Textfig. 12*a*). Überhaupt sind die Zellen sowie Tüpfel die größten, die ich bei Gallen beobachtet habe. Nach dem Zentrum der Galle zu wird das Gewebe des Grundparenchyms dichter und besonders in der Umgebung der Schutzschichten dickwandiger.

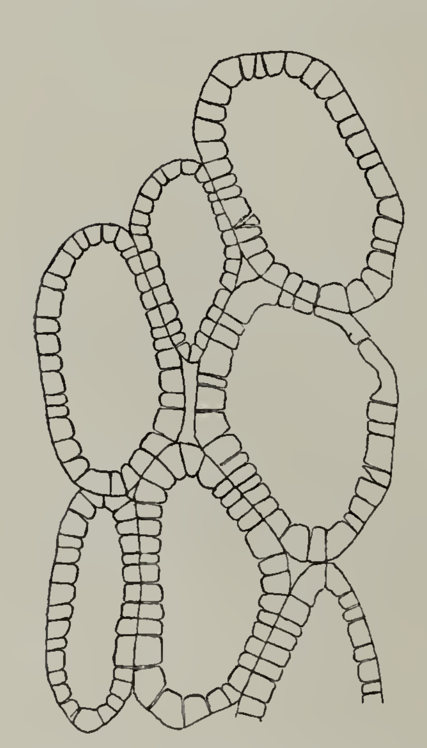


Fig. 13. Andricus radicis. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 296.

Die Zellen der Schutzschicht selbst (Textfigur 13) sind denen der Globuli-Galle sehr ähnlich: Wegen der etwas tangentialen Streckung zur Larvenkammer, der abgerundeten Oberfläche und schließlich auch wegen der Interzellularräume könnte man sie in beiden gleich nennen, wenn nicht die Schutzzellen der Radicis-Galle enger getüpfelt und dünnwandiger wären, wodurch denn auch ein größeres Lumen bedingt ist.

Andricus albopunctatus Schlecht.[1])

Nach v. Schlechtendal[2]) ist die Galle „gestreckt eichelförmig, grün oder rötlich mit weißlichen Längsflecken" und erscheint im April oder Mai aus den Knospen.

Da ich in der Literatur über die Anatomie der Galle keine Angaben gefunden habe, möchte ich mit Hilfe der schematischen Textfig. 14 zunächst die Verteilung der Gewebe erläutern:

Die Larvenkammer wird von einer ziemlich starken Nährschicht (Textfig. 14*n*) bekleidet, die ihrerseits wieder vom Schutzgewebe umschlossen wird (Textfig. 14*s*), dessen Gestalt der äußeren Form der Galle entspricht. Die Gefäßbündel laufen in jüngeren Stadien zu 15—20 Strängen in der Längsrichtung um die Schutzschicht herum, während sie späterhin, wenn das Schutzgewebe bei der Bildung der sekundären Nährschicht weiter nach außen wandert, vollständig von Sklerenchymzellen eingeschlossen sind. Außen folgt auf die Schutzschicht ein Parenchym mit verdickten Zellulosewänden (Textfig. 14*p*), das mit Stärke, Chlorophyll und teilweise auch mit einem roten Pigment im Zellsaft versehen ist. Durch das Fehlen des Chlorophylls in mehreren übereinander liegenden Zellreihen kommt die weiße Streifung zustande.

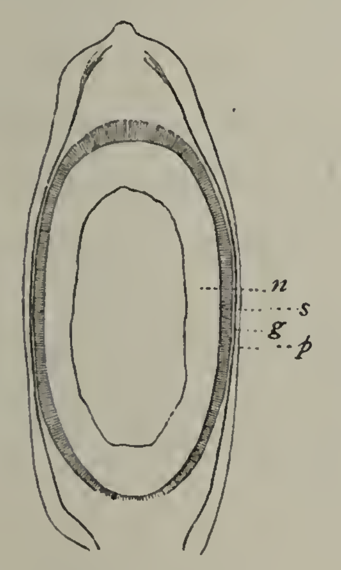


Fig. 14.

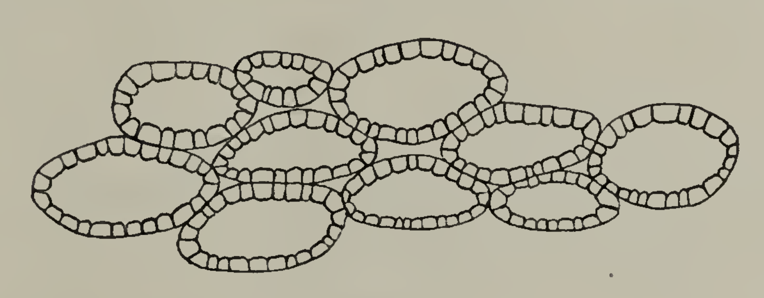

Fig. 15.

Fig. 14. Andricus albopunctatus. Schematisierter Längsschnitt. *n* Nährgewebe, *s* Schutzschicht, *g* Gefäßbündel, *p* Rindenparenchym. Vergr. 6.

Fig. 15. Andricus albopunctatus. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 394.

Die Zellen der Schutzschicht, die in den unteren Teilen der Galle schwächer ausgebildet ist als in den übrigen, sind in Textfig. 15 abgebildet. Sie gleichen denen aus dem Schutzgewebe der Radicis-Galle in bezug auf die geringe Wanddicke, die reichlichen, aber engen Tüpfel und schließlich den ganzen Zellverband durchaus, wenn man davon

1) Fundort und Zeit: Finkenkrug b. Berlin, April und Mai.

2) v. Schlechtendal, Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefäßpflanzen. Zwickau 1891.

absieht, daß sie auch in der reifen Galle die Größe jener nicht ganz erreichen.

Andricus inflator Hart.[1])

Die Anatomie der Galle, die „keulenförmige, aus verkürzten Internodien bestehende, meist normale Laubblätter tragende, bis 2 cm lange und 1 cm dicke Anschwellungen der Sproßenden“[2]) bildet, ist von Hieronymus[2]), ausführlicher von Küstenmacher[3]) gegeben worden. Letzterer hat auch die Schutzschicht, die allein Sklerenchymzellen aufweist, wenn man von einigen dünnwandigen, in das Parenchym der Außengalle eingestreuten verholzten Elementen absieht, schematisch abgebildet[4]).

In Textfig. 16 habe ich die Form dieser Zellen genau wiedergegeben: Sie sind teils ein wenig tangential zur Larvenkammer gestreckt, teils isodiametrisch und mit weiten Tüpfeln versehen, die sich, wie meistens bei den Sklerenchymzellen der Gallen, nach außen erweitern. Was die Wandverdickung anbetrifft, so ist sie im Verhältnis zum Durchmesser der Zelle gering, und, während wir in den bisher betrachteten Gallen nur allseitig gleichmäßig verdickte Steinzellen kennen lernten, treten uns hier zum ersten Male neben solchen Zellen auch Andeutungen zu einseitiger Wandverdickung entgegen (Textfig. 16*a*).

Da mir nur ganz reifes, bereits von den Tieren verlassenes Material zur Verfügung stand, konnte ich über die Verwandlung der Sklerenchymzellen in sekundäres Nährgewebe keine Beobachtungen machen; die an die Larvenkammer grenzenden Wände (Textfig. 16*b*) gaben keine Reaktion mehr, da die Zellen durch die ausgebildete Wespe verletzt und infolgedessen vertrocknet waren.

Andricus curvator Hart.[5])

Die 5 mm dicken, kugeligen, auf beiden Seiten des Blattes hervortretenden Auftreibungen sind anatomisch zuerst und am ausführlichsten von Prillieux[6]) behandelt worden. Ich möchte aus seiner Beschreibung nur so viel entnehmen, daß sich im Laufe der Entwicklung eine Innengalle bildet, die mit der Außenwand der Gallenbildung nur an einer

1) Fundort und Zeit: Meuro b. Wittenberg, Juli.
2) Hieronymus, l. c. pag. 205, Nr. 638.
3) Küstenmacher, l. c. pag. 137 ff.
4) Ders., l. c. Taf. IX, Fig. 35.
5) Fundort und Zeit: Potsdam, Juni.
6) l. c. pag. 126—136.

Stelle verwachsen ist, während in jüngeren Stadien der Entwicklung beide im ganzen Umfange fest miteinander verbunden waren. Den hierbei stattfindenden Trennungsvorgang bildet Prillieux[1]) sehr schön ab.

Die Außenseite der Innengalle und die Innenseite der Außengalle weisen einige Reihen von Sklerenchymzellen auf (Textfig. 17*a*), die sich von denen der Inflator-Galle durch die regelmäßige Begrenzung des Zellumens und ihre geringere Größe unterscheiden. Sie gehören teils dem einseitig, teils dem allseitig gleichmäßig verdickten Typus an, wenn auch die Unterschiede in der Wandverdickung nur sehr gering sind. Die Tüpfel haben nach dem Zelllumen zu eine weite Mündung, so daß die Zellwände, von der Fläche gesehen, netzartig verdickt erscheinen.

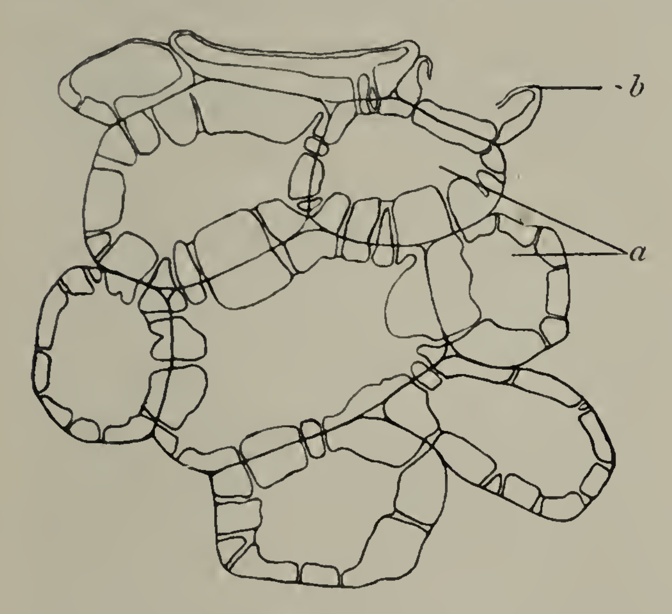


Fig. 16. Andricus inflator. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht mit einseitig verdickten Zellen (*a*), *b* eine durch die Cynipide verletzte Zelle. Vergr. 360.

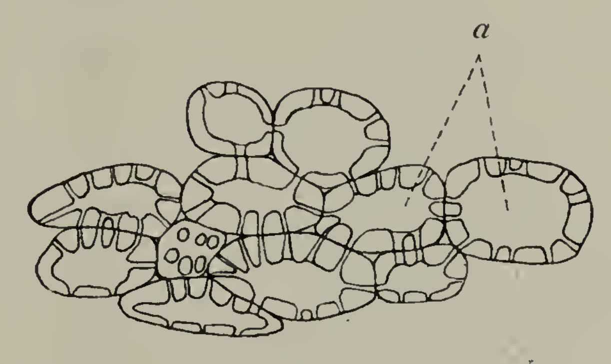


Fig. 17. Andricus curvator. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. *a* Andeutungen zu einseitiger Wandverdickung. Vergr. 435.

Andricus Sieboldi Hart.[2])

Angaben über die Galle habe ich nur bei Hieronymus[3]) gefunden, der sie ungefähr folgendermaßen beschreibt: Eikegelförmige, 5—6 mm hohe, dicht über der Basis oft ebenso breite, kahle, rote Gallen an jungen Eichen oder an Stockausschlag alter Eichenstümpfe.

Zur Untersuchung standen mir nur Gallen zur Verfügung, die bereits von ihren Bewohnern verlassen waren. An solchen Exemplaren hat sich die weiche Außengalle abgelöst und das ganze übrige Gewebe, das sich aus folgenden zwei Zelltypen zusammensetzt, ist verholzt:

1. Tangential zur Larvenkammer gestreckte, dickwandige und mit zahlreichen, engen Tüpfeln versehene Schutzzellen, die teilweise dünnere Seitenwände als Außen- und Innenwände tragen und kaum merkliche Interzellularen aufweisen (Textfig. 18);

1) l. c. Pl. 18, Fig. 9.

2) Körbin (Prov. Sachsen), September.

3) l. c. pag. 209, Nr. 642 a.

2. zylindrische, in der Längsachse nur sehr wenig gestreckte, dünnwandige Zellen, von denen der ganze obere Kegel der Galle gebildet wird. Auf Querschnitten sehen diese Zellen den in Textfig. 12 abgebildeten aus dem Grundparenchym der Radicis-Galle täuschend ähnlich, so daß man ohne die entsprechenden Längsschnitte nicht entscheiden kann, aus welcher von beiden Gallen das Präparat entnommen ist.

Andricus corticis Hart.[1])

Wenn Küstenmacher[2]) die Galle von Andricus corticis mit einem Maiskorn vergleicht, so ist dies durchaus zutreffend, denn genau so wie die Maiskörner im Kolben eingesenkt sitzen, durch gegenseitigen

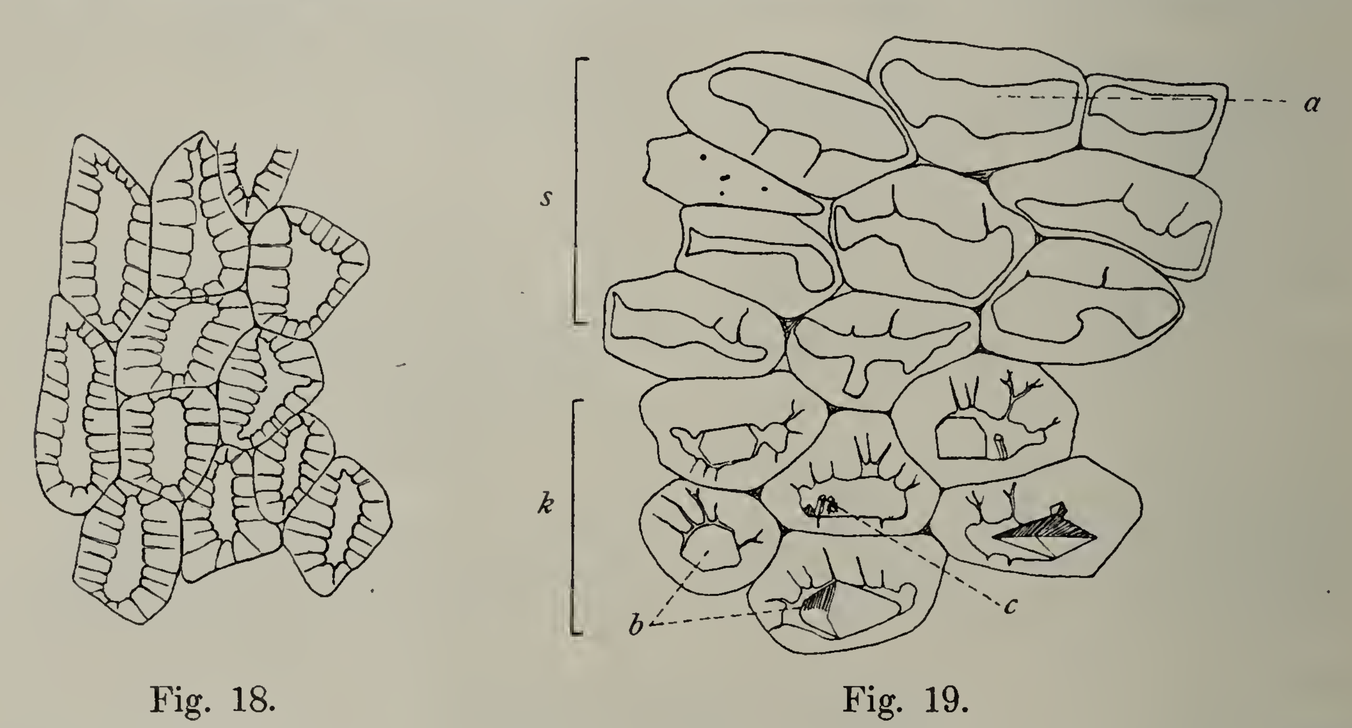


Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 18. Andricus Sieboldi. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 294.

Fig. 19. Andricus corticis. Schnitt durch die Schutzschicht (*s*) und Kristallschicht (*k*). *a* Typische Schutzzelle, *b* große Einzelkristalle, *c* Anhäufung kleiner Kristalle. Vergr. 276.

Druck abgeplattet, sind auch die Gallen, oben abgerundet und breit, unten spitz, in das Kallusgewebe von Rissen an Hochstämmen eingelassen.

Bemerkungen über die Anatomie habe ich nur bei Küstenmacher gefunden, und zwar sagt er über die Schutzschicht: „Die Schutzschicht ist nach der oberen fleischigen Haube und seitlich am stärksten als starkwandiges Tüpfelparenchym ausgebildet, während sie nach unten dünnwandiger wird und fast aufhört."

1) Fundort und Zeit: Wittenberg (Probstei), September.

2) l. c. pag. 137.

Hierzu sei aus meinen Beobachtungen bemerkt, daß die Schutzschicht zur Zeit der Reife, wo also die Umwandlung in sekundäres Nährgewebe eingestellt ist, im Gallendach aus etwa 12 Zellreihen besteht, die sich an den Seiten der Larvenkammer auf die Hälfte reduzieren. Die charakteristische Form der Zellen dieses Schutzgewebes findet sich unmittelbar oberhalb der Larvenkammer (Textfig. 19*s*) und ist, wie bei der Sieboldi-Galle dadurch ausgezeichnet, daß die Seitenwände dünn, die Außen- und Innenwände stark verdickt sind. Besonders fällt hier die außerordentlich geringe Tüpfelung — in einzelnen Zellen trifft man mitunter auf Schnitten gar keine Tüpfel — und die unregelmäßige Begrenzung des Zellumens auf; allein durch die beiden letzten Merkmale unterscheiden sich diese Zellen von den in der äußeren Form gleichen der Sieboldi-Galle immerhin merklich.

In der fleischigen Haube grenzt unmittelbar an die Schutzschicht und durch keinerlei Übergänge verbunden ein sklerenchymatisches Gewebe, das durch den großen Reichtum an Kristallen aus Kalziumoxalat ausgezeichnet ist (Textfig. 19*k*). Wenn auch sonst im Gallengewebe Kristalle durchaus nicht selten sind[1]), so habe ich sie doch nie in solcher Größe und Anzahl gefunden wie hier. Oft ist das ganze, an sich schon große Zellumen durch einen einzigen Kristall ausgefüllt (Textfig. 19*b*), dem anscheinend so ansehnliche Zellulosemassen — späterhin waren sie verholzt — aufgelagert worden sind, daß diese die Wand des Behälters erreicht haben und mit ihr verwachsen sind[2]). Besonders naheliegend ist diese Annahme dadurch, daß das sonst unregelmäßig begrenzte Zellumen an diesen Stellen glatte und den Flächen des Kristalls genau entsprechende Wände aufweist. Durch diese Einrichtung wird eine außerordentlich gute Verstärkung der Schutzschicht erzielt. — Neben den großen Rhomben finden sich auch kleinere sowie Drusen in größerer Anzahl in einer Zelle angehäuft (Textfig. 19*c*).

Wenn wir auch schon Zellen mit einseitiger Wandverdickung (Inflator, Curvator) kennen gelernt haben, so treten sie uns hier in der Kristallschicht der Corticis-Galle zum ersten Male in ihrer typischen Ausbildung entgegen, bei der die Verdickung in allen Zellen nach einer bestimmten Richtung, hier nach der Larvenkammer zu, liegt. Jedoch ist die Einseitigkeit der Wandverdickung hier bei weitem nicht so ausgesprochen, wie wir es später in den Blattgallen werden kennen lernen. — Im Gegensatz zu den Zellen der Schutzschicht der Corticis-Galle

---

1) Küster, Beiträge zur usw., pag. 170.

2) Vgl. G. Haberlandt, l. c. pag. 481.

weisen diese kristallführenden Elemente größere Tüpfel auf, die oft reich verzweigt sind, aber auch hier selten die ganze Zellwand durchsetzen.

Andricus fecundatrix Hart.[1])

Die überall verbreitete, einer Ananasfrucht ähnliche, artischockenförmige — „Galles en artichaut" — [2]) und von dichtgedrängten, schuppenförmigen, außen breiten, innen schmäleren Hüllblättern umgebene Galle ist von Hieronymus[3]), ihre Anatomie von Lacaze-Duthiers[2]) und ausführlicher von Küstenmacher[4]) beschrieben, ohne daß diese Autoren näher auf die Form der einzelnen Gewebselemente eingehen.

Der innere Gallenkörper, der in seiner Form große Ähnlichkeit mit einer Eichenfrucht hat, trägt „zwischen Nährschicht und Gefäßbündel eine Sklerenchymschicht, welche bis ins Spitzchen reicht"[5]). Diese Sklerenchymschicht setzt sich aus tangential zur Larvenkammer gestreckten Elementen mit verdickten Außenwänden zusammen, doch

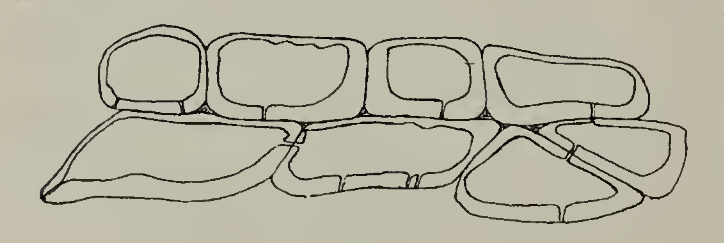


Fig. 20.

Fig. 20. Andricus fecundatrix. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 440.

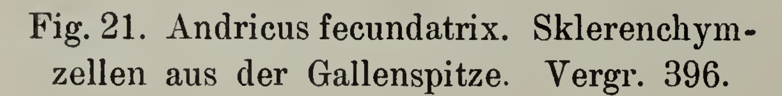


Fig. 21. Andricus fecundatrix. Sklerenchymzellen aus der Gallenspitze. Vergr. 396.

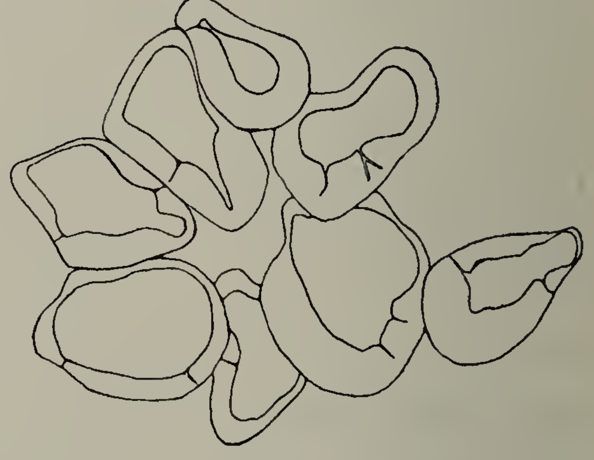


Fig. 21.

weichen diese Zellen von den uns bisher bekannten einseitig verdickten insofern ab, als sie infolge ihrer prismatischen Gestalt und senkrecht aufeinander stoßenden Wände oft längere, zusammenhängende Reihen ohne Interzellularen bilden (Textfig. 20).

Die Sklerenchymzellen der Schutzschicht setzen sich zwar bis in die Spitze der Galle fort, doch nehmen sie hier eine ganz andere Form

1) Fundort und Zeit: Kemberg (Prov. Sachsen) und Eisenach, August und September.

2) Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 350.

3) l. c. pag. 205, Nr. 637 a.

4) l. c. pag. 120 f.

5) Küstenmacher, l. c. pag. 121.

an. Der Unterschied zwischen beiden Gewebegruppen ist durch die Entwicklungsgeschichte erklärlich, da beide, wie ich feststellen konnte, in jüngeren Stadien der Entwicklung in keinem Zusammenhange miteinander stehen, denn die Spitze ist, noch bevor überhaupt die Anlage der Schutzschicht aus dem stärkehaltigen Gallplastem angedeutet ist, schon vollständig verholzt. Erst in weit späteren Stadien tritt ein Zusammenhang zwischen beiden ein.

Die sklerotischen Elemente der Gallenspitze (Textfig. 21), die bei außerordentlich geringer Tüpfelung überall die Tendenz zu einseitiger Wandverdickung erkennen lassen, sind besonders durch die lockere Zellverbindung und die großen Interzellularräume charakterisiert, wodurch man vielleicht geneigt sein könnte, dieses Gewebe mit dem in Textfig. 12 abgebildeten der Radicis-Galle zu vergleichen. Beide sind jedoch dadurch wesentlich voneinander verschieden, daß in der Radicis-Galle die Verbindung der Zellen eine viel innigere und ihre Gestalt eine viel regelmäßigere als hier ist.

Weiter treten in der Fecundatrix-Galle Sklerenchymzellen in den Ansatzstellen der Schuppen auf, und zwar bilden sie hier keine regelmäßigen Gewebegruppen, sondern sind in regellosen Nestern in das unverholzte Parenchym und zwischen die Gefäßbündel eingestreut, was Lacaze-Duthiers[1]) durch die Worte recht anschaulich macht: „On aura une idée complète de la structure de cette portion de la Galle, si l'on y suppose des îlots, composés de quatre, cinq, jusqu' à six cellules ponctuées.“ Oft findet man in den Gruppen Lücken (Textfig. 22*a*), in denen man noch die Reste zugrunde gegangener, unverholzter Zellen finden kann. Die einzelnen Nester haben gewöhlich ein Zentrum (Textfig. 22*b*), in dem die Zellen je nach ihrer Anzahl mit mehr oder weniger spitzem Winkel zusammenstoßen. An sich sind die einzelnen Elemente außerordentlich dünnwandig, großlumig und von sehr regelmäßiger, polyedrischer Struktur. Die korrespondierenden Tüpfel sind im Verhältnis zur Wanddicke weit und durchsetzen die ganze Zellwand.

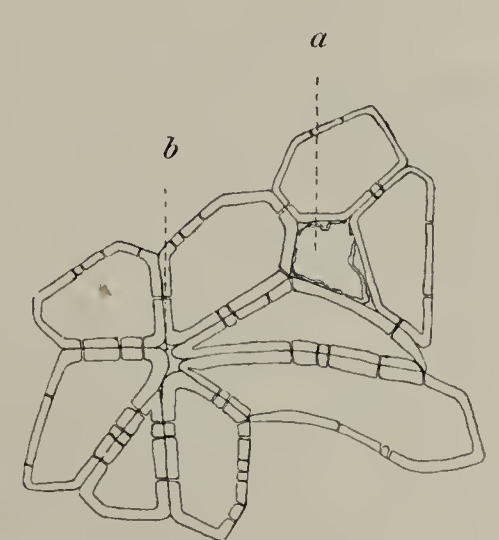


Fig. 22. Andricus fecundatrix. Sklerenchymzellgruppe aus der Ansatzstelle der Schuppen. *a* zugrunde gegangene Zelle. *b* Interzellularraum. Vergr. 218.

1) l. c. pag. 352.

Biorhiza terminalis G. Mayr.[1])

Die von Lacaze-Duthiers[2]), Beyerinck[3]) und Hieronymus[4]) beschriebene Cecidie von Biorhiza terminalis entspringt nach letzterem aus den Terminal- oder Axillarknospen als „vielkammerige, fast kugelige oder etwas unregelmäßig knollige, 1—4 cm Durchmesser besitzende, . . . saftige, blaßgelbe, bisweilen rot angelaufene, später braune, . . . ziemlich weiche Galle.“ Wenn auch die Anatomie und besonders die Entwicklungsgeschichte hinreichend bekannt ist, so habe ich doch eine genaue Beschreibung der Steinzellen vermißt.

Sklerenchymzellen treten in der Terminalisgalle nur in der Umgebung der Larvenkammern auf, die besonders im unteren Teil der Galle unregelmäßig und zahlreich eingestreut sind, so daß für die Terminalis-Galle genau dasselbe Schema wie für die Radicis-Galle gilt (Textfig. 11).

Trotz dieser Ähnlichkeit in der Verteilung der Gewebe und der ganzen Form der Gallen überhaupt sind die Zellen ihrer Schutzschichten doch weit verschieden voneinander: Es fällt bei der Terminalis-Galle (Textfig. 8) sofort die einseitige Wandverdickung ins Auge, die hier schon ziemlich stark ausgeprägt ist. Die Öffnung der Tüpfel zeigt nach dem Lumen zu eine der Wanddicke angemessene Weite; nach außen verzweigen sie sich reich, so daß man Zweige 3. Ordnung beobachten kann, münden aber außen niemals mit der gleichen Weite wie innen. — Die Schichtung der Wände läßt sich hier wegen der Dicke der einzelnen aufgelagerten Schichten — teilweise beträgt sie pro Schicht 4,5 μ — deutlich erkennen. Von den sechs bis acht Verdickungsschichten sind selbst in der ausgewachsenen Zelle die beiden innersten niemals verholzt, so daß diese beim Übergang in sekundäres Nährgewebe nicht erst in Zellulose zurückverwandelt zu werden brauchen.

Oft ist auch das Parenchym außerhalb der Schutzschichten verholzt und zeigt dann dem der Radicis-Galle sehr ähnliche Struktur und allseitige Wandverdickung, jedoch gilt auch hier von der Schichtung der Membranen dasselbe wie für die Schutzzellen.

---

1) Fundort und Zeit: Finkenkrug b. Berlin, April und Mai.
2) l. c. pag. 308.
3) l. c. pag. 58—78.
4) l. c. pag. 211, Nr. 645.

Dryophanta divisa Hart.[1])

„Die Galle von Dryophanta divisa[2]) ist erbsengroß, glänzend, etwas niedergedrückt kugelig, rötlich bis rot oder gelbbraun. Der Anheftungspunkt liegt in einer Kerbe[3])." Sie sitzt gewöhnlich auf den Seitennerven der Blattunterseite in großer Anzahl, oft mit der Disticha-Galle dasselbe Blatt teilend, so daß ich häufig Verwachsungen von Divisa- und Disticha-Gallen beobachten konnte.

Hieronymus gibt die eingehendste Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der Galle, die ich zum Verständnis in der Hauptsache wiederholen werde, bevor ich zu meinen Untersuchungen übergehe: „Unter der spaltöffnungslosen kleinzelligen, bisweilen mit rotem Zellsaft

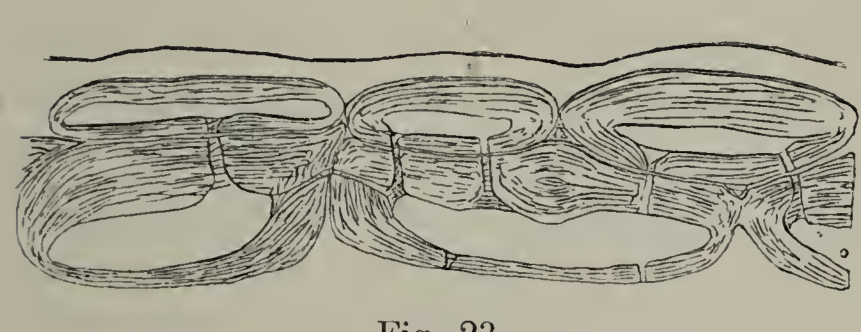


Fig. 23.

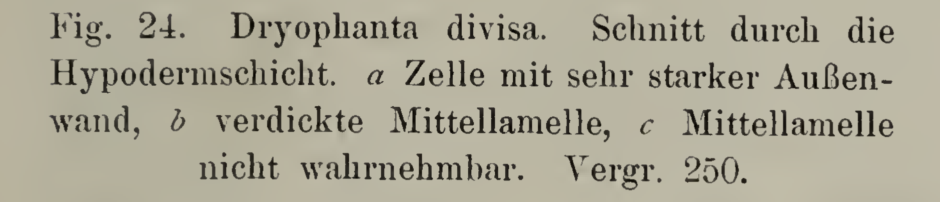


Fig. 23. Dryophanta divisa. Schnitt durch die Epidermis und die Subepidermalschicht. Vergr. 573.

Fig. 24. Dryophanta divisa. Schnitt durch die Hypodermschicht. *a* Zelle mit sehr starker Außenwand, *b* verdickte Mittellamelle, *c* Mittellamelle nicht wahrnehmbar. Vergr. 250.

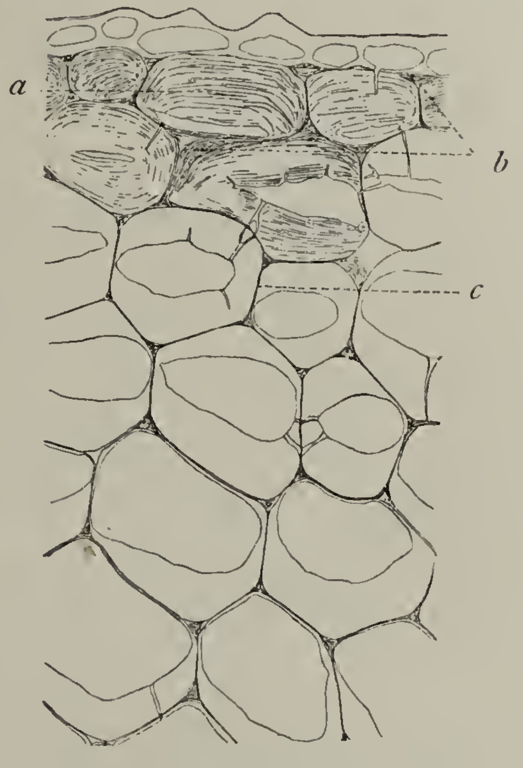


Fig. 24.

erfüllten Epidermis finden sich einige wenige Lagen von etwas tangential gestreckten oder isodiametrischen . . . ziemlich dickwandigen Hypodermzellen, welche nach innen zu in dünnwandigere, stark gerbstoffhaltige, radial gestreckte, prismatische Parenchymzellen übergehen. . . . Weiter nach innen zu gehen dieselben in die aus isodiametrischen Steinzellen gebildete Schutzscheide plötzlich über."

Zu Hieronymus' Ausführungen über die Epidermis möchte ich hinzufügen, daß wir hier besonders an den Seitenwänden der Galle

---

1) Fundort und Zeit: Winterstein i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August bis Oktober.

2) Die Anatomie der Galle wird beschrieben von: Lacaze-Duthiers, l. c. pag. 301 f.; Hieronymus, l. c. pag. 219, Nr. 653 a; Küstenmacher, l. c. pag. 125.

3) v. Schlechtendal, l. c. pag. 25.

wieder die starke Verholzung der Zelluloseschicht haben (Textfig. 23), die wir schon bei der Ostreus-Galle kennen lernten. Die verholzten Partien haben hier jedoch plattgedrückt ellipsoidische Gestalt, während sie dort isodiametrisch waren. Bei der Divisa-Galle beschränkt sich auch die Tüpfelung auf die Innenwände.

Die Zusammensetzung der Hypodermschicht ist in der Mitte der Galle, der Anheftungsstelle gegenüber, besonders charakteristisch und die folgende (Textfig. 24): Unmittelbar unter der Epidermis liegen einige Reihen tafelförmiger Zellen, deren Außenwände im Verhältnis zu den Innenwänden sehr stark verdickt sind, so daß nur ein ganz flaches Zellumen übrig bleibt (Textfig. 24*a*). An die Epidermis und auch untereinander schließen sich die Zellen ohne Interzellularen an, und wo in früheren Stadien der Entwicklung solche gewesen sind, haben sie sich durch Verquellung der Mittellamellen ausgefüllt (Textfig. 24 *b*). Teilweise sind die Membranen auch so ausgebildet, daß selbst nach Färbung eine Mittellamelle nicht hervortritt (Textfig. 24*c*). Auf diese einseitig verdickten Elemente folgt eine Lage von Zellen, deren Außen- und Innenwände sehr stark, deren Seitenwände dagegen dünn sind; von den ähnlich gebauten Zellen aus der Corticis-Galle unterscheiden sich diese durch die regelmäßige Begrenzung des Lumens. In den sich nach der Kammer zu anschließenden Elementen tritt die Verdickung der Außenwand immer mehr zurück, so daß bei der konstant bleibenden Größe der Zelle das Lumen bedeutend zunimmt. Die Wandverdickungen sind also in den inneren Teilen der Hypodermschicht gerade entgegengesetzt orientiert wie in den äußeren. Die Tüpfelung ist in der ganzen Schicht eine äußerst spärliche.

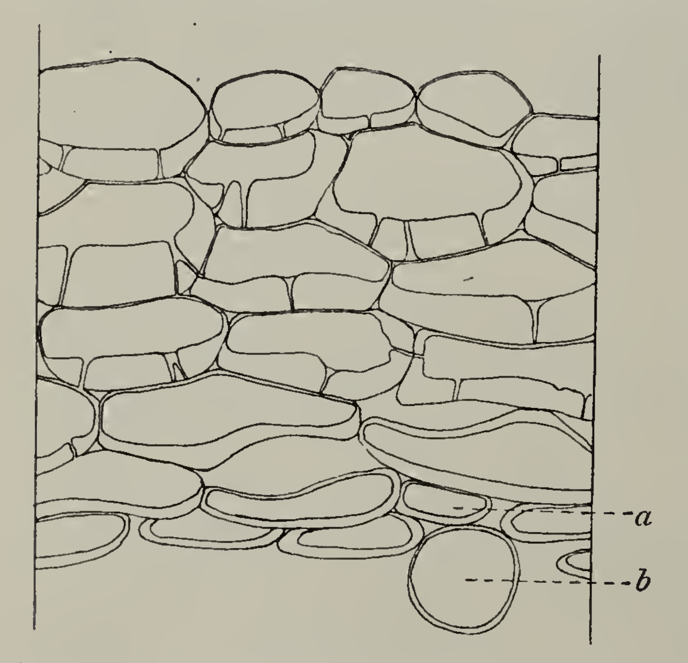


Fig. 25. Dryophanta divisa. Schnitt durch das Schutz- und Nährgewebe. *a* In Nährgewebe umgewandelte Sklerenchymzellen, *b* kugelförmige sekundäre Nährzelle. Vergr. 200.

Weiter kommen für unseren Vergleich die Zellen der Schutzschicht (Textfig. 25) in Betracht, die, abgesehen von der reichlicheren Tüpfelung, den zu innerst gelegenen Elementen der Hypodermschicht durchaus gleich sind.

Was die Verwandlung der Schutzschicht in sekundäres Nährgewebe betrifft, so konnte ich konstatieren, daß sie sich genau in der

für Andricus globuli angegebenen Weise abspielt, nur löst sich hier nach der Verwandlung die Zelle aus dem festen Verbande mit ihren Nachbarzellen und rundet sich mehr oder weniger ab (Textfig. 25*a*), um teilweise als Kugel in das Innere der Larvenkammer zu ragen (Textfig. 25*b*).

Da mir von dieser Galle Material in geeigneten Stadien zur Verfügung stand, konnte ich die Entwicklungsgeschichte der Schutzschicht verfolgen: Anfang August, wenn die Galle einen Durchmesser von 3—4 mm, also nahezu ihre endgültige Größe erreicht hat, besteht das ganze Gewebe der Galle noch aus Zellen mit gleichmäßig verdickten Zellulosemembranen. Mitte August beginnt die Bildung der Schutzschicht damit, daß die Zellen, in einer Entfernung von drei bis vier Zellreihen vom Nährgewebe beginnend und nach außen und innen gleichmäßig fortschreitend, auf der nach der Larvenkammer gekehrten Seite Zelluloseschichten auflagern, die dann in der Reihenfolge der Auflagerung von außen nach dem Zellinnern zu verholzen, aber nie sämtlich, so daß das Zellumen stets von einer Zelluloseschicht ausgekleidet wird. Zur Zeit, wenn das primäre Nährgewebe aufgezehrt ist, hat die Schutzschicht ihr Maximum erreicht, d. h. im oberen Teil der Galle eine Ausdehnung von sechs bis sieben Zellreihen.

Die durch die Umwandlung im Nährgewebe bedingte Ergänzung der Schutzschicht geht aber hier nicht wie bei der Globuli-Galle kontinuierlich nach außen weiter, sondern an den radial gestreckten, prismatischen Zellen, zwischen denen die Gefäßbündel verlaufen, wird ihr Halt geboten, während die Umwandlung in Nährgewebe gleichmäßig fortschreitet. Daraus ist es erklärlich, daß man in reifen Gallen nur noch einige Zellagen der Schutzschicht vorfindet. Ein Ersatz für das allmählich schwindende Schutzgewebe wird durch die rechtzeitig einsetzende Verholzung der Epidermis und der Hypodermschichten geschaffen, deren außerordentlich feste Zusammensetzung zur Zeit der Reife wir oben kennen lernten.

Dryophanta longiventris Hart.[1])

Dryophanta longiventis erzeugt nach Adler[2]) auf der Blattunterseite höchstens 1 cm große, kugelige Gallen, die bei lebhafter Färbung schön rot und weiß gebändert sind — „Galles zébrées“, wie Lacaze-

1) Fundort und Zeit: Goseck i. Thür. und Schmiedeberg (Bezirk Halle), August und September.

2) l. c. pag. 189.

Duthiers[1]) sagt. In den anatomischen Beschreibungen, die von Lacaze-Duthiers, Hieronymus[2]) und Küstenmacher[3]) gegeben sind, behandelt letzterer die Schutzschicht am eingehendsten, und ich habe zu seinen Angaben nur einiges über die Stellung dieser Sklerenchymzellen (Textfig. 26) zu den uns bereits bekannten Formen hinzuzufügen.

Die größte Verwandtschaft zeigen die Steinzellen der Longiventris-Galle mit denen aus der Schutzschicht der Divisa-Galle: die sehr ausgesprochen einseitige Wandverdickung, die gänzlich auf die Innenwand beschränkt ist, die dagegen verschwindenden Außen- und Seitenwände und das sehr große Lumen lassen beide Formen durchaus gleich erscheinen, wenn man von der reichlicheren Tüpfelung in der Longiventris-Galle absieht.

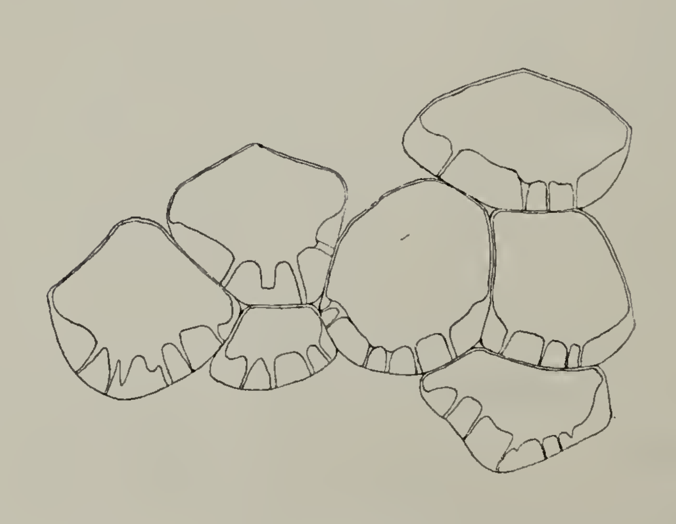


Fig. 26.

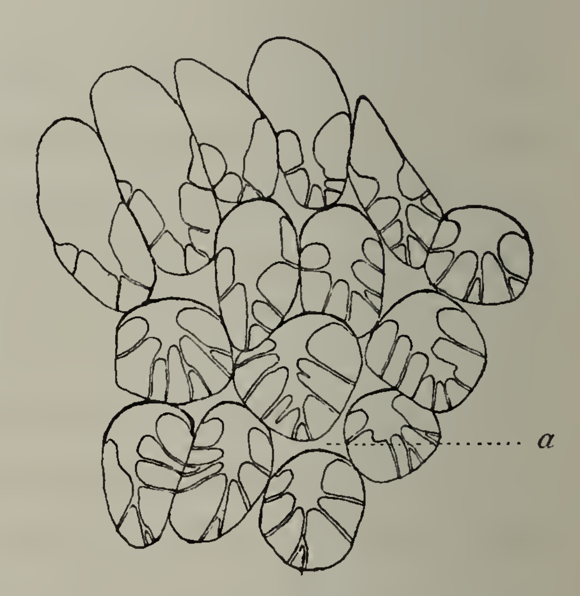


Fig. 27.

Fig. 26. Dryophanta longiventris. Einseitig verdickte Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. Vergr. 200.

Fig. 27. Dryophanta folii. Einseitig verdickte Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. *a* Großer Suterzellularraum. Vergr. 290.

Dryophanta folii L.[4]).

Durch die Untersuchungen Beyerinck's[5]), Hieronymus'[6]) und Küstenmacher's[7]) sind wir über die Anatomie und vor allem über die Entwicklungsgeschichte dieser am weitesten verbreiteten, grünen,

1) l. c. pag. 303.

2) l. c. pag. 216, Nr. 651 a.

3) l. c. pag. 125 f.

4) Fundort und Zeit, Hohenprießnitz (Prov. Sachsen) und Meuro b. Wittenberg, August und September.

5) l. c. pag. 94—119.

6) l. c. pag. 217, Nr. 652 a.

7) l. c. pag. 124.

bis 2 cm Duchmesser besitzenden Blattgalle auf das genaueste unterrichtet, so daß ich sofort zum Vergleich der Sklerenchymzellen übergehen kann:

Die im Prinzip den beiden zuletzt behandelten Formen ähnlichen sklerotischen Elemente der Folii-Galle (Textfig. 27) weichen doch in vielen Punkten von diesen ab. Zunächst geht die Wandverdickung, die sich hier noch weit bis in die Seitenwände hinauf erstreckt, nicht kontinuierlich mit spitzem Winkel, sondern plötzlich und mit stumpfem Winkel in die dünneren Wandstellen über; dann ist auch der ganze Zellverband ein ziemlich lockerer, so daß hier im Gegensatz zur Longiventris-Galle bedeutende Interzellularen auftreten (Textfig. 27 *a*).

Die Linsengallen[1]).

Unter dem Namen „Galles lenticulaires“ faßt Lacaze-Duthiers[2]) vier Blattgallen zusammen, die sich sowohl in der äußeren, linsenähnlichen Form wie in anatomischer Beziehung sehr nahe stehen. Es sind dies die Gallen von:

Neuroterus numismatis Ol.
Neuroterus laeviusculus Schenck.
Neuroterus lenticularis Ol.
Neuroterus fumipennis Hart.

Ihrer weiten Verbreitung entsprechend sind sie auch in der Literatur[3]) oft behandelt worden, teils in dieser Zusammenstellung, teils einzeln.

Wenn sich die vier Gallen auch durch verschiedene Eigentümlichkeiten und für jede Art charakteristische anatomische Merkmale unterscheiden, sind die Sklerenchymzellen bei allen vier Vertretern dieser Gruppe vollständig gleich. Es genügt daher zur Kenntnis dessen, was bisher über die Sklerenchymzellen dieser Gallen bekannt ist, wenn ich die ausführliche Beschreibung Beyerinck's für die Lenticularis-Galle wiederhole:

„Der konvexen Seite der Galle zugewendet, besteht dieses Gewebe aus zwei Zellenschichten, dagegen lassen sich in dem Nabelende selbst, die zahlreichen sklerotischen Zellen bis tief in das Stielchen, mittels

1) Fundort und Zeit, Ruhla i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August, September und April.

2) l. c. pag. 313—315, Pl. 18.

3) a) Beyerinck, l. c. pag. 80—85; b) Frank, Krankheiten der Pflanzen. 1880, pag. 766—768; c) Hieronymus, l. c. pag. 220 ff., Nr. 654 a, 656 a, 657 a, 658 a; d) Küstenmacher, l. c. pag. 130—133.

dessen die Galle am Blatt befestigt ist, verfolgen. Die Zellen selbst haben sehr merkwürdige Eigenschaften; zwar sind ihre Wände mehrenteils stark verdickt, doch sind besonders die der Larvenkammer zugekehrten dünn geblieben."

Die von Beyerinck so beschriebenen Zellen habe ich in Textfig. 28 wiedergegeben, und zwar sind sie einem zu den Flächen der Galle senkrecht geführten Schnitt an der Stelle entnommen, wo die beiden Teile der Schutzschicht zusammenstoßen. Unter den uns bisher bekannten Formen stehen diese Zellen bis auf die etwas weiteren Tüpfel denen aus der Subepidermalschicht der Divisa-Galle sehr nahe.

Daneben findet sich aber in den Linsengallen noch ein anderer Typus, den man besonders auf Horizontalschnitten an den Rändern der Schutzschicht antrifft (Textfig. 29): Die in radialer Richtung etwa

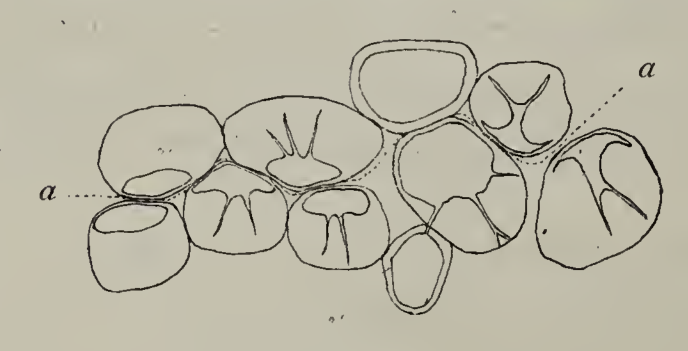


Fig. 28.

Fig. 28. Neuroterus lenticularis. Sklerenchymzellen aus der Schutzschicht. *a* Grenze, längs der die Schutzschichten der Ober- nnd Unterseite während der Überwinterung auseinanderweichen. Vergr. 290.

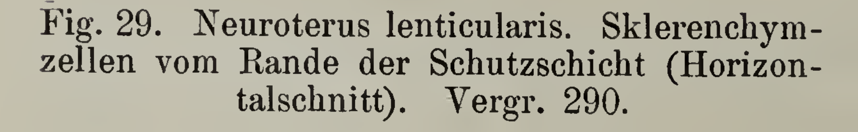


Fig. 29. Neuroterus lenticularis. Sklerenchymzellen vom Rande der Schutzschicht (Horizontalschnitt). Vergr. 290.

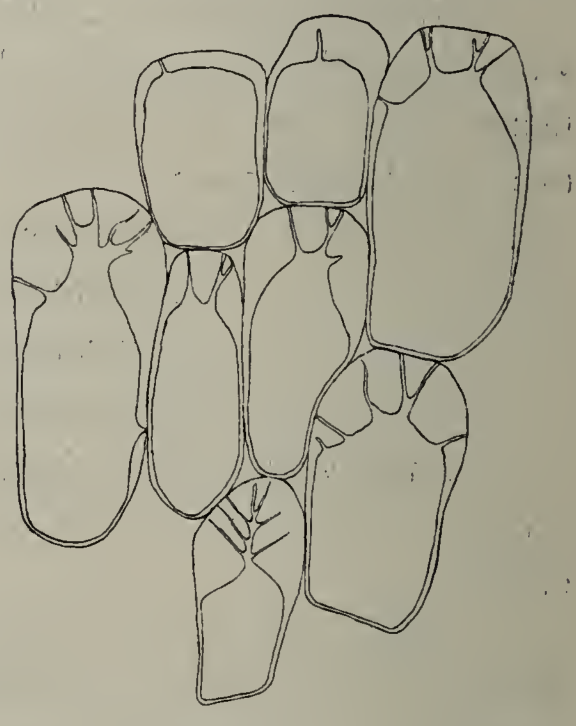


Fig. 29.

doppelt so langen als breiten Zellen haben eine verdickte Außenwand, während die langgestreckten Seitenwände und die Innenwand erheblich weniger verdickt geblieben sind. Tüpfel treten hier reichlicher auf und durchsetzen die ganze Zellwand.

Als besonders interessant an den Linsengallen ist von vielen Seiten ihr Wachstum während der Überwinterung, also nach der Ablösung vom Baume, erwähnt worden, auf das ich an dieser Stelle auch eingehen muß, da man bisher mit Beyerinck allgemein annimmt, daß dieser sonderbare Vorgang auf der Dehnung der Sklerenchymzellen nach dem Abfallen beruhe; Beyerinck[1]) faßt seine Ansicht mit den Worten zusammen:

1) l. c. pag. 84.

„Die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß die Vergrößerung der Galle in der Hauptsache auf Dehnung der sklerotischen Zellen beruht. Die Möglichkeit einer solchen Dehnung beruht auf das Vorkommen unverdickt gebliebener Partien der Wandung dieser“ 1).

Ich hatte selbst Gelegenheit, das Wachstum während der Überwinterung an Neuroterus lenticularis und numismatis zu beobachten. Vergleichen wir die Dimensionen einer Numismatis-Galle Anfang Oktober und Anfang April (Textfig. 30 und 31, bei derselben Vergrößerung wiedergegeben), so sehen wir, daß die Höhe etwa um das Dreifache, die Breite um die Hälfte zugenommen hat. Beruhte nun, wie Beyerinck behauptet, das Wachstum auf der Dehnung der Sklerenchymzellen, so kann man sich wohl vorstellen, welche Dimensionen eine einzelne Sklerenchymzelle während der Überwinterung annehmen müßte,

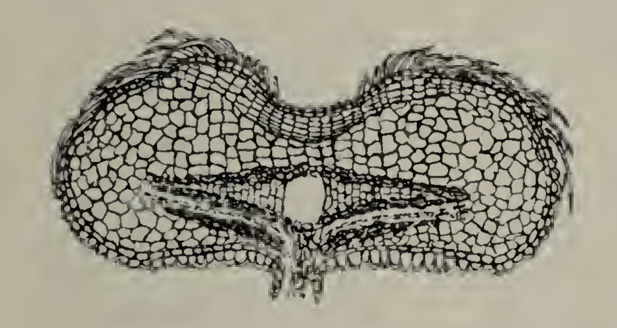


Fig. 30.

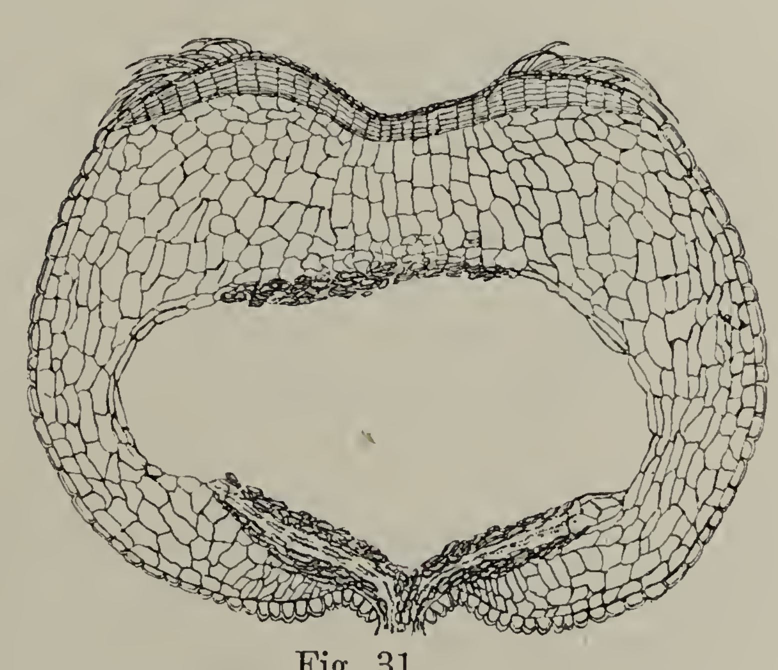


Fig. 31.

Fig. 30. Neuroterus numismatis. Schnitt durch die Galle vor der Überwinterung im Sept. Vergr. 33.

Fig. 31. Neuroterus numismatis. Schnitt durch die Galle nach der Überwinterung im April. Vergr. 33.

zumal da für die Streckung in die Höhe höchstens acht bis neun Zellen in Betracht kommen.

Abgesehen von dieser theoretischen Unmöglichkeit einer solchen Erklärung des nachträglichen Wachstums, lehren die anatomischen Befunde, daß die Vergrößerung der Galle auf ganz anderen Vorgängen beruht. Wenn wir die beiden Textfig. 32 und 33 (der Lenticularis-Galle entnommen) und Textfig. 30 und 31 (der Numismatis-Galle entnommen) vergleichen, so sehen wir ganz unzweideutig, daß das Wachstum nur dem unverholzten Parenchym zuzuschreiben ist, und zwar weniger

1) Dies scheint mir schon aus dem Grunde unwahrscheinlich, daß bisher Wachstum verholzter Membranen nicht beobachtet worden ist.

den Subepidermalschichten als den in der Mitte der Galle gelegenen Elementen, die teilweise zu langen Schläuchen geworden sind (Textfigur 33*a*). Es scheinen aber nach dem Abfall keine Zellteilungen, sondern nur Streckung der vorhandenen Zellen und Vergrößerung der Interzellularen stattzufinden. Dabei wird die Stärke, mit der die Galle im Herbst bei der Loslösung vom Baume außerordentlich reich angefüllt ist, vollständig verbraucht. — An dieser Streckung haben aber die Zellen der Schutzschichten nicht teilgenommen, sondern sie sind längs einer Grenze, die man schon im September deutlich erkennen kann (Textfig. 28*a*), auseinander gewichen, und der obere Teil ist mit den sich streckenden Parenchymzellen emporgehoben worden. Die einzelnen Elemente der Schutzschichten haben sich dabei aber so unmerklich geändert, daß es für die Vergrößerung der Galle überhaupt nicht in Betracht kommt.

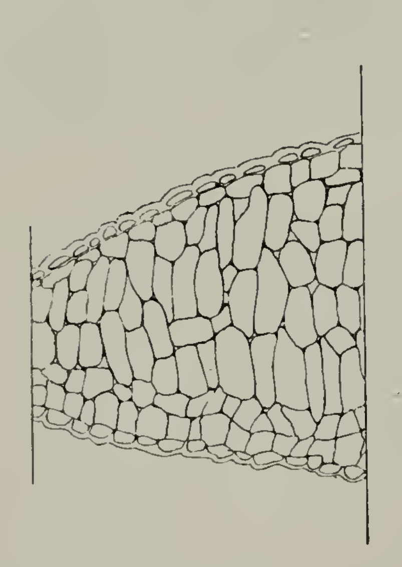


Fig. 32.

Fig. 32. Neuroterus lenticularis. Schnitt durch das Parenchym der Galle vor der Überwinterung im Sept. Vergr. 83.

Fig. 33.

Fig. 33. Neuroterus lenticularis. Schnitt durch das Parenchym der Galle nach der Überwinterung im April. *a* schlauchförmige Parenchymzelle, auf deren Streckung die Vergrößerung der Galle während der Überwinterung beruht. Vergr. 83.

Sehr schön kann man die Streckung der Zellen, die teilweise auf Kosten der Wanddicke geschehen muß, an der Epidermis der Lenticularis-Galle verfolgen. Im September wird die Galle von einer besonders außen starkwandigen Epidermis umgeben (Textfig. 34). Im April, nachdem eine so gewaltige Vergrößerung des zu umkleidenden Volumens stattgefunden hat, ist sie so verändert. wie wenn sie als elastisches Band stark in die Länge gezogen worden wäre: Die Höhe der Zellen hat sich merklich verkleinert, die Außen- und Innenwände sind durch die Verlängerung schwächer geworden und die Zellumina haben sich dabei merklich vergrößert (Textfig. 35).

Dryophanta disticha Hart.[1])

Die oben abgeplattete, nach unten etwas dickere, zylindrische und durch eine horizontale Schicht in zwei Kammern geteilte Blattgalle ist von Lacaze-Duthiers[2]) und Küstenmacher[3]) beschrieben und anatomisch untersucht worden. Ich konnte bei meinen Untersuchungen die Angaben beider Autoren bestätigen, jedoch möchte ich an Hand der schematischen Textfig. 36 besonders über die reife Galle noch einige Zusätze machen.

Die untere der beiden Kammern, die Larvenkammer, wird von einer ausgedehnten Nährschicht umgeben (Textfig. 36 *n*), die ihrerseits wieder von einem Schutzgewebe bekleidet wird (Textfig. 36 *s*). Die tangential zur Larvenkammer gestreckten Elemente dieser Schutzschicht sind im unteren Teil der Galle, wo sie die Epidermis unmittelbar be-

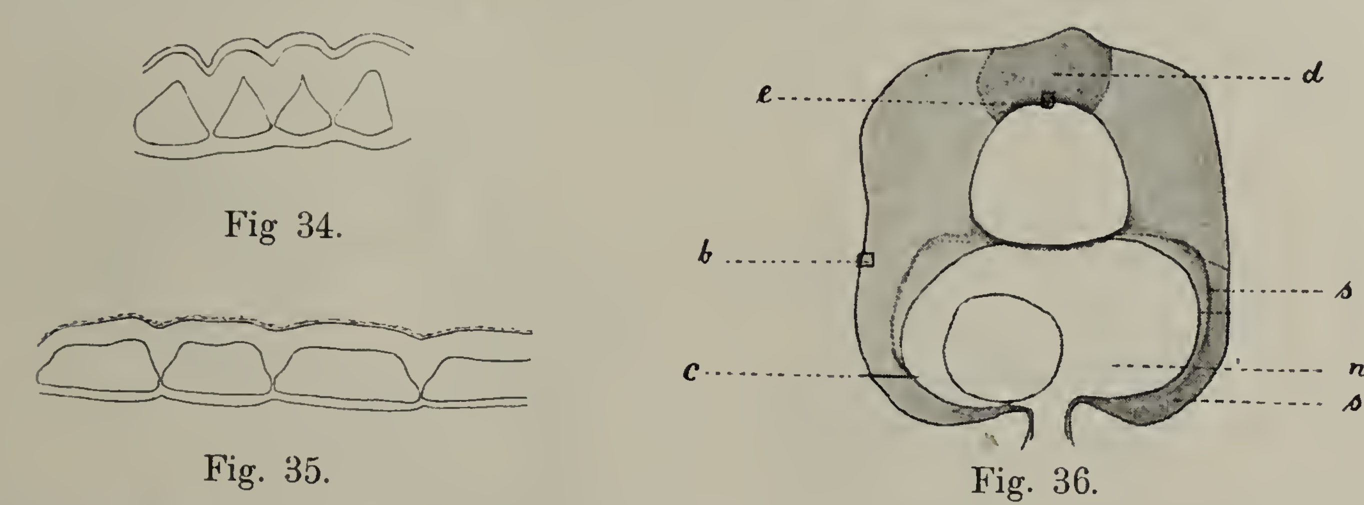


Fig 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 34. Neuroterus lenticularis. Schnitt durch die Epidermis im Sept. Vergr. 218.

Fig. 35. Neuroterus lenticularis. Schnitt durch die Epidermis im April. Vergr. 218.

Fig. 36. Dryophanta disticha. Längsschnitt durch die reife Galle (schematisch). *n* Nährgewebe, *s* Schutzschicht, *c* vgl. Text, *d* verstärktes Gallendach, *b* vgl. Fig. 37, *e* vgl. Fig. 38.

rühren, und auf der horizontalen Grenzwand zwischen den beiden Kammern am stärksten ausgebildet und verholzt.

In der Gegend, wo die Schutzschicht nach oben einbiegt (Textfig. 36 *c*) schiebt sich zwischen diese und die Epidermis ein radial gestrecktes, verholztes Hypoderm ein, das in Textfig. 37 dargestellt ist: Die Subepidermalzellen (Textfig. 37 *a*) sind isodiametrisch und zeigen bis auf die hier nach innen liegende Wandverdickung und das etwas größere Lumen dieselbe Form wie im gleichen Gewebe der Divisa-Galle

1) Fundort und Zeit, Ruhla i. Thür. und Meuro b. Wittenberg, August bis Oktober.

2) c. l. pag. 304 f.

3) l. c. pag. 127.

(Textfig. 23). Die sich daran anschließenden Zellen bilden den Übergang zu den radial gestreckten Elementen; aus ihnen kann man sich die letzteren sehr wohl durch radiale Streckung entstanden denken. Wenn wir unsere bisherige Orientierung der Zellwände nach ihrer Richtung zur Oberfläche und Larvenkammer beibehalten, so haben wir hier bei den radial gestreckten Sklerenchymzellen den seltenen Fall, daß eine Seitenwand, mitunter auch noch die Innenwand verdickt ist, während die übrigen Wandteile gänzlich unverdickt geblieben sind.

Die ebenfalls verholzten Zelluloseschichten der Epidermis haben die flache, ellipsoidische Gestalt wie bei Dryophanta divisa, jedoch treten hier keine Tüpfel auf (Textfig. 37 *e*).

Aus dem sonst gleichmäßigen Parenchym der Galle hebt sich das Gewebe über dem oberen Hohlraum durch stärkere Wandver-

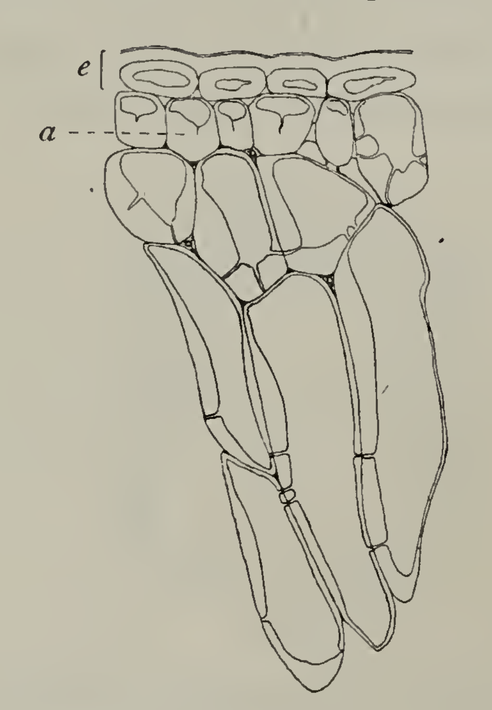


Fig. 37.

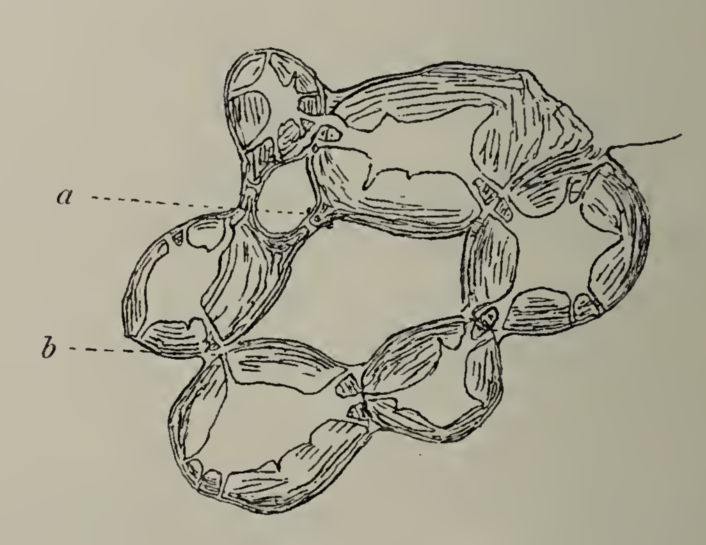


Fig. 38.

Fig. 37. Dryophanta disticha. Schnitt durch die Epidermis (*e*) und das Hypoderm. *a* Stark einseitig verdickte Sklerenchymzelle. Vergr. 158.

Fig. 38. Dryophanta disticha. Sklerenchymzellen aus dem Dache der oberen Kammer. Vergr. 330.

dickung ab (Textfig. 36 *d*). Der Zellverband dieses Gewebes, der im allgemeinen ein fester ist, wird nach der Kammer zu reich an Interzellularen, und die Zellen, die den Hohlraum auskleiden, ragen teilweise frei in diesen hinein (Textfig. 36 *e*). Trotzdem wird aber durch folgende Einrichtungen eine feste Verbindung der Zellen an dieser Stelle erzielt (Textfig. 38): Einmal sind die durch große Hohlräume von einander getrennten Zellen an korrespondierenden Stellen durch Fortsätze verbunden, die auch Holzreaktion geben und teilweise mit Warzen versehen sind (Textfig. 38 *a*). Zum anderen wird eine innigere Verbindung auch dadurch erzielt, daß die Mittellamellen mit den Wänden der beiden Nachbarzellen vollständig homogene Massen bilden (Textfig. 38 *b*).

Cynips Kollari Hart.[1])

Cynips Kollari erzeugt in den Blattachseln eine 2—3 cm große Kugel von grüner, später bräunlicher Farbe, die anatomisch von Lacaze-Duthiers[2]) und Hieronymus[3]), entwicklungsgeschichtlich sehr eingehend von Beyerinck[4]) untersucht worden ist.

Ich möchte deshalb nur eines Gewebes Erwähnung tun, dessen Elemente man wohl zu den sklerenchymatischen rechnen kann, wenn sie auch von den bisher betrachteten Formen in ihrer Entstehung und Ausbildung gänzlich abweichen. Beyerinck[5]) erwähnt das Gewebe zwar als eigentümlich, wenn er sagt: „Die äußere Oberfläche der Kristallschicht (Bekleidung des Nährgewebes, d. Verf.) grenzt an ein sehr eigentümliches . . . Gewebe, welches ich oben als primäres Stärkegewebe bezeichnet habe. . . . Die Zellen schließen ohne Interzellularräume aneinander, und da die Grenzen zwischen denselben auch nirgendwo anders wahrnehmbar sind, besitzt das Gewebe ein kollenchymatisches



Fig. 39.



Fig. 40.

Fig. 39. Cynips Kollari. Kollenchymatisch verdickte und verholzte Zellen aus der äußeren Partie des „primären Stärkegewebes". *a* Interzellularraum. Vergr. 408.

Fig. 40. Cynips Kollari. Zellen aus der inneren Partie des Gewebes. *a* Unverholzt gebliebener Teil der Zellwand. Vergr. 408.

Vorkommen" — doch sind ihm die Momente, weshalb man dieses Gewebe zu den sklerotischen stellen kann, nicht aufgefallen.

In Textfig. 39 habe ich einen Radialschnitt durch dieses Gewebe in seinen äußeren Partien, in Textfig. 40 einen solchen in der Nähe der Kristallschicht wiedergegeben. Beide Präparate wurden mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt, wodurch die Eigentümlichkeiten recht

1) Fundort und Zeit, Wildpark b. Potsdam, September.

2) l. c. pag. 291.

3) l. c. pag. 213, Nr. 648.

4) l. c. pag. 132—156.

5) l. c. pag. 148.

deutlich zutage traten. Die Zellwände, als Ganzes betrachtet, könnte man wohl mit Beyerinck kollenchymatisch nennen, aber das Aussehen dieses Kollenchyms weicht doch ganz beträchtlich von der uns sonst bekannten Form desselben ab: Zunächst treten, wie man besonders aus Textfig. 39*a* ersehen kann, Interzellularen auf, die teilweise durch Auflösung der Mittellamelle, eine ganz beträchtliche Ausdehnung erreichen. Wenn uns auch mit Interzellularen durchsetztes Kollenchym bei Gallen häufiger entgegentritt (Textfig. 9), so haben die Interzellularräume doch nie eine solche Ausdehnung wie hier.

Besonders auffällig und der Grund, weshalb ich das Gewebe an dieser Stelle anführe, ist die Verholzung der kollenchymatischen Wände, die sich allerdings nur auf die äußeren Teile derselben erstreckt, da das Lumen stets von einer unregelmäßig gestalteten Zelluloseschicht ausgekleidet ist. Ein Vergleich der beiden Textfig. 39 und 40 lehrt, daß nach der Larvenkammer zu die Verholzung viel weiter fortgeschritten ist als in den äußeren Teilen dieser Stärkeschicht, denn hier sind nur die Ecken der Zellwände und einzelne Partien der Mittellamelle verholzt, während dort die Ecken ganz bedeutend und die Mittellamellen mitsamt eines Teiles der sekundären Membran vollständig verholzt sind.

Gallen ohne Sklerenchymzellen.

In den von mir ebenfalls untersuchten Gallen von

Neuroterus baccarum L.,
Neuroterus vesicator Schlecht.,
Neuroterus albipes Schenck,
Neuroterus aprilinus Gir.

treten keine Sklerenchymzellen auf. Das Fehlen der sklerenchymatischen Elemente in diesen Gallen, die sämtlich Frühjahrsformen sind und sich, wie wir es bei Neuroterus vesicator gesehen haben, außerordentlich rasch entwickeln, könnte man vielleicht so erklären, daß es bei der Kürze der Entwicklung zu einer so weitgehenden Differenzierung, wie sie die Bildung sklerenchymatischer Elemente erfordert, nicht kommen kann. Andererseits sind auch so ausgedehnte Schutzvorrichtungen, wie sie Gallen mit monate- ja jahrelanger Lebensdauer und Überwinterung (Globuli, Fecundatrix, Radicis usw.) brauchen, bei einer 30—40tägigen Lebenszeit nicht erforderlich.

Die sklerenchymatischen Elemente der Eiche.

Nachdem wir uns mit der großen Mannigfaltigkeit der Formen bekannt gemacht haben, die eine einzige Gewebeart in Gallen, die noch

dazu derselben Mutterpflanze angehören, annehmen kann, dürfte es interessant sein, einmal zuzusehen, zu welchen Variationen in derselben Gewebeart die gallentragende Pflanze normalerweise ohne den Gallenreiz befähigt ist. Zwar haben wir Cynipidengallen betrachtet, die teilweise auf Quercus pedunculata und sessiliflora gleichzeitig vorkommen, doch habe ich weder in den sklerenchymatischen Elementen solcher Gallen noch in denen der beiden Eichenarten selbst irgendwelche Unterschiede konstatieren können[1]). Ich will nun versuchen, im folgenden eine möglichst eingehende und erschöpfende Beschreibung der Sklereiden von Quercus pedunculata und sessiliflora zu geben.

Es finden sich zerstreut in der Literatur Angaben über das Vorhandensein und die Form einzelner Sklerenchymzellen, doch ist die einzige zusammenhängende Arbeit, die ich diesen Untersuchungen zugrunde legen konnte, Küster's „Bemerkungen über die Anatomie der Eichen"[2]). Da er jedoch eine umfassende Darstellung sämtlicher Gewebearten unter Berücksichtigung möglichst vieler Spezies der Gattung Quercus geben will, kann er auf die Einzelheiten wenig eingehen.

Um eine gewisse Ordnung in die Aufzählung der mannigfaltigen Formen zu bringen, will ich sie in zwei Gruppen einteilen, die sich allerdings nicht scharf abgrenzen lassen, sondern durch Übergänge miteinander verbunden sind:

1. die isodiametrischen Formen,
2. die nach einer Dimension gestreckten Formen.

1. Die typische, isodiametrische Sklerenchymzelle, die „Steinzelle", findet sich in Gruppen regellos in der Borke[3]) und nach Möller[4]) auch im Weichbast eingestreut. Die Wände (Textfig. 41) sind bis zum fast vollständigen Verschwinden des Lumens verdickt, und auch die Tüpfelung ist außerordentlich schwach und kaum sichtbar. Mitunter kommen aber auch einzelne Zellen mit größeren und reichverzweigten Tüpfeln vor, deren Wand dann rissig erscheint (Textfig. 42). Stets schließen aber die Zellen in diesen Gruppen lückenlos aneinander.

Diesen sehr nahe stehende Formen findet man in der Cupula (Textfig. 43*a*), wo sie den Übergang zu einem etwas großlumigeren

1) Die Unterschiede zwischen beiden Spezies bestehen wohl hauptsächlich in der äußeren Morphologie und in der Anordnung der Gewebe im Stamm. — Vergl. Abromeit, Über die Anatomie des Eichenholzes. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XV, pag. 209.

2) Botan. Zentralblatt 1900, pag. 177 ff.

3) Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, pag. 893.

4) Möller, Anatomie der Baumrinden. 1882, pag. 63.

und weiter getüpfelten Typus bilden. Sie sind in das dünnwandige Grundparenchym (Textfig. 43*b*) „in Gruppen von wechselnder Größe eingestreut“[1]), schließen aber auch hier wieder infolge der glatten Oberfläche der Zellen vollständig lückenlos aneinander.

Weiter treten in den oberen Teilen der Knospenschuppen isodiametrische Zellen auf, die aber von den beiden besprochenen Formen insofern abweichen, als sie eine streng prismatische Gestalt haben und sich infolgedessen zu längeren Gruppen eng aneinander reihen (Textfigur 44). Tüpfel weisen diese Zellen nicht auf, wenn man nicht gerade die wenigen Aussackungen (Textfig. 44*a*) des Lumens an den Zellenden als solche ansehen will.

Schließlich möchte ich bei der Besprechung der isodiametrischen Form noch eines Gewebes Erwähnung tun, das die Frucht mit der

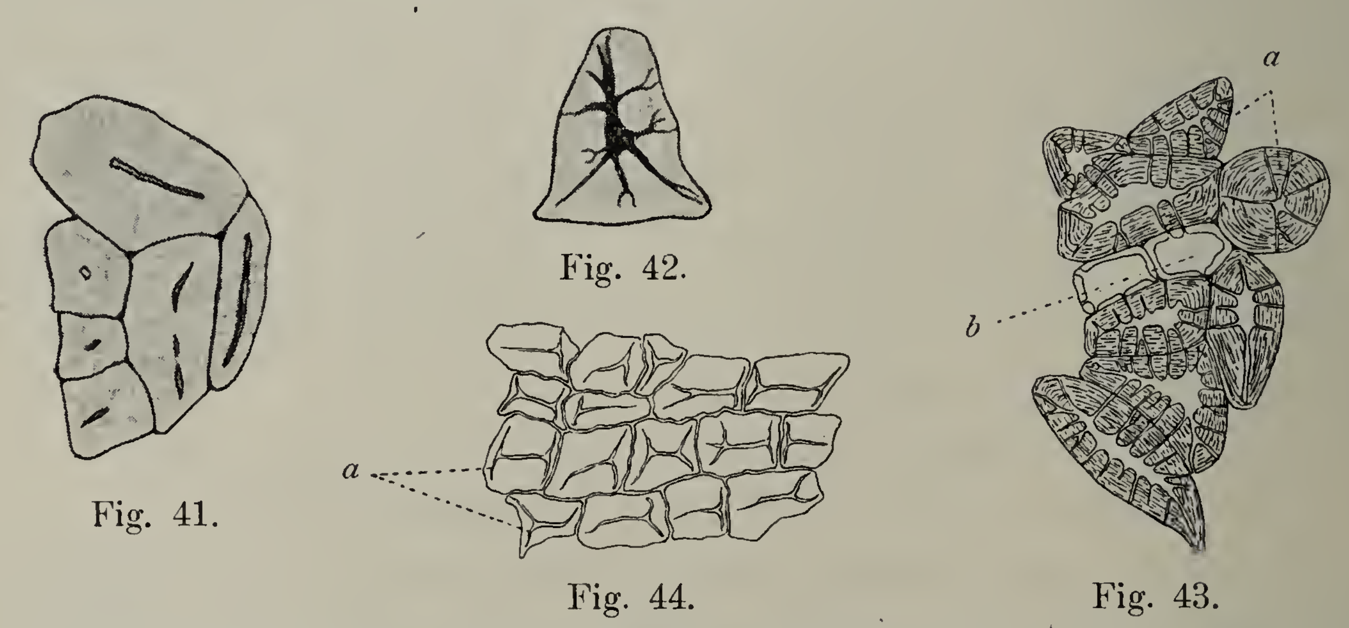


Fig. 41. Quercus robur. Sklerenchymzellgruppe aus der Borke. Vergr. 246.
Fig. 42. Quercus robur. Einzelne Sklerenchymzelle aus der Borke. Vergr. 246.
Fig. 43. Quercus robur. Sklerenchymzellen aus der Cupula. Vergr. 294.
Fig. 44. Quercus robur. Sklerenchymzellen aus dem oberen Teil einer Knospenschuppe. Vergr. 294.

Cupula an der Ansatzstelle verbindet und sich dadurch von allen übrigen sklerenchymatischen Geweben der Eiche unterscheidet, daß hier Interzellularen auftreten, die teilweise eine recht beträchtliche Größe annehmen können (Textfig. 45*a*). Die Zellen selbst sind dickwandig und an korrespondierenden Stellen mit Fortsätzen versehen, an denen die Wände benachbarter Zellen ohne Hervortreten einer Mittellamelle kontinuierlich ineinander übergehen (Textfig. 45*b*). Jedenfalls soll das von Interzellularen durchsetzte Gewebe, ähnlich wie die beim Laubfall

1) Küster, Bemerkungen über usw., pag. 182.

auftretende Trennungsschicht, eine leichtere Loslösung der Frucht von der Cupula ermöglichen.

2. Den Übergang von der ersten zur zweiten Gruppe, bei der eine Richtung in der Zelle bevorzugt ist, findet man in der Fruchtspitze (Textfig. 46 *a*) mit Zellen zu einem Gewebe verbunden, die schon deutlich eindimensional gestreckt sind (Textfig. 46 *b*). Überhaupt läßt sich in der Fruchtspitze eine einheitliche Form der Zellen nicht erkennen, wie auch die Tüpfelung ganz verschieden ist. Bald durchsetzen die Tüpfel mit unverändertem Durchmesser die ganze Wand, bald verjüngen sie sich nach außen zu. Allen diesen Zellen gemeinsam ist aber das im Verhältnis zum Durchmesser weite und meistens unregelmäßig begrenzte Lumen, wodurch auch die Zellen des in der Regel doppelschichtigen Gewebes unter der „Palisadenschicht" [1]) der Samenschale charakterisiert sind (Textfig. 49 *a*).

Nahe verwandt, sowohl was Wandstärke und auch Tüpfelung anbelangt, mit der soeben besprochenen Gruppe sind die Zellen, die zur

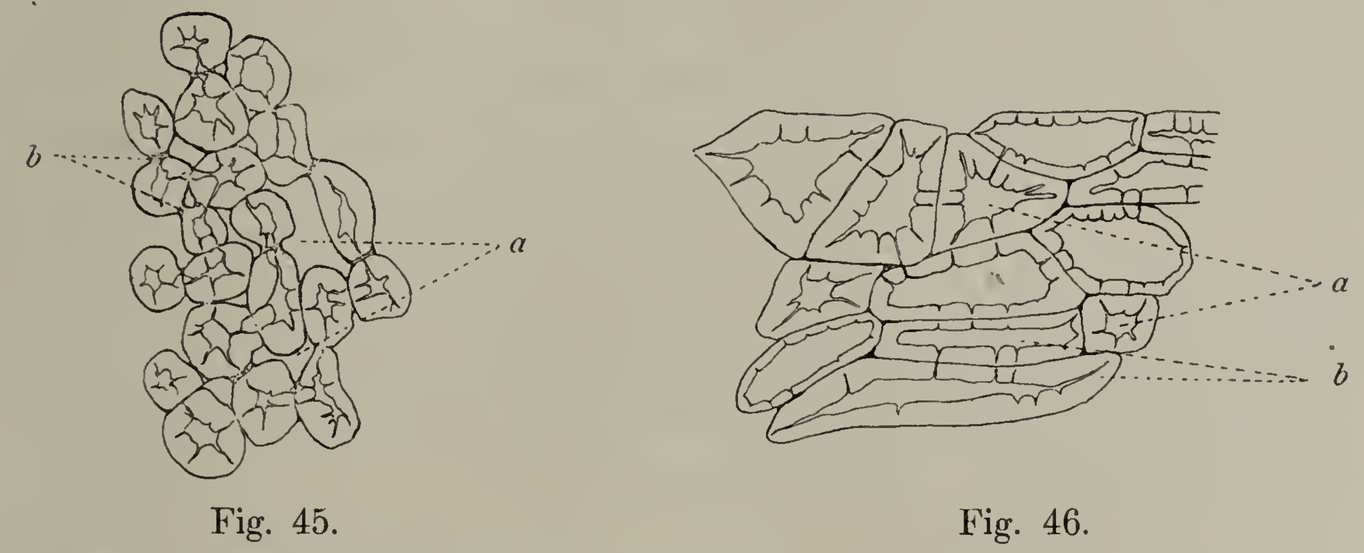


Fig. 45. Fig. 46.

Fig. 45. Quercus robur. Sklerenchymzellen aus der Ansatzstelle der Frucht an die Cupula. *a* Interzellularräume, *b* die Mittellamellen sind nicht sichtbar. Vergr. 294.

Fig. 46. Quercus robur. Sklerenchymatisches Gewebe aus der Fruchtspitze, bestehend aus isodiametrischen Zellen (*a*) und gestreckten Zellen (*b*). Vergr. 294.

Zeit der Winterruhe den Fuß der Knospenschuppe [2]) bilden (Textfig. 47). Sie sind jedoch etwas mehr gestreckt und reihen sich mit den schmalen, genau kongruenten Seitenwänden ähnlich wie in der Spitze der Schuppe zu zusammenhängenden Ketten aneinander.

Die in Textfig. 48 abgebildeten Sklerenchymzellen fand ich in der weiblichen Blüte, und zwar sind sie dem Innern des Griffels entnommen, wo er an der Verwachsungsstelle der drei Narben eine einheitliche

1) Haberlandt, l. c. pag. 149.
2) Vergl. Anm. 2, pag. 282.

Röhre bildet[1]). Die Zellen sind außerordentlich glatt- und starkwandig mit kaum merklichen Tüpfeln, so daß das ganze Gewebe, zumal da es auch frei von Interzellularen ist, eine große Festigkeit hat.

Über die Sklerenchymzellen des Perikarps sagt Küster[2]) folgendes: „Im Perikarp liegen unter der einschichtigen äußeren Epidermis

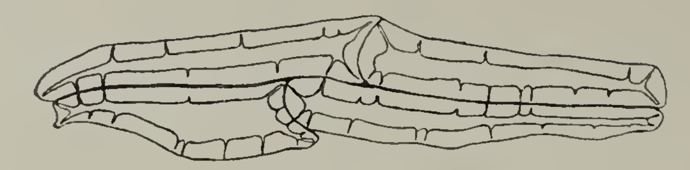


Fig. 47.

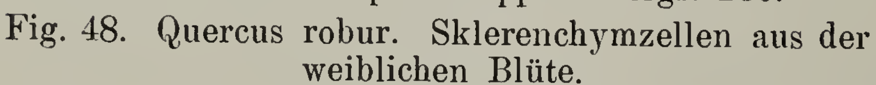


Fig. 47. Quercus robur. Sklerenchymzellen aus dem Fuße einer Knospenschuppe. Vergr. 280.

Fig. 48. Quercus robur. Sklerenchymzellen aus der weiblichen Blüte.



Fig. 48.

mehrere Lagen von ‚Palisadensklerenchym', unter diesem . . . mehrere Lagen rundlicher oder polyedrischer Sklereïden". Das Palisadensklerenchym habe ich in Fig. 49 *b* abgebildet. Es besitzt, wie man aus Erfahrung weiß und wie man aus dem anatomischen Bau schließen kann, eine ganz außerordentliche Festigkeit, die einerseits durch die starkwandigen, fast gänzlich ungetüpfelten Zellen mit außerordentlich kleinem und sehr flachem Lumen, andererseits durch die geradezu prosenchymatische Einkeilung der Zellen ineinander erreicht wird. Dazu kommt noch, daß die Längsachse dieser Zellen senkrecht zur Oberfläche orientiert ist.

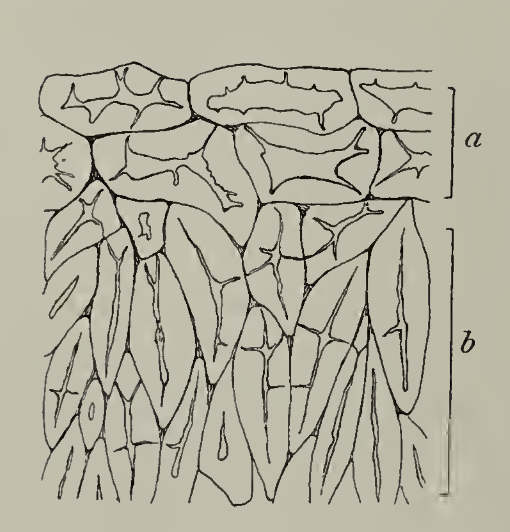


Fig. 49. Quercus robur. Sklerenchymzellen aus dem Perikarp. *a* „Polyedrische" Sklerenchymzelle, *b* „Palisadensklerenchymzellen". Vergr. 386.

Vergleich der Sklerenchymzellen der Gallen untereinander und mit denen der normalen Eiche.

Wenn wir die große Vielgestaltigkeit der Formen der Sklerenchymzellen, die wir in den Gallen kennen gelernt haben, noch einmal überblicken, so finden wir mit Ausnahme der Linsengallen nicht einen einzigen

1) Wohl konnte ich mich nach den Handbüchern von Schacht, „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse", 1854, pag. 33 und Eichler, Blütendiagramme", Leipzig 1875, Teil II, pag. 26 über die äußere Morphologie der weiblichen Blüte, doch nicht über deren Anatomie informieren.

2) Bemerkungen über usw., pag. 182.

Fall, in dem zwei verschiedene Gallen genau dieselbe Form der Sklereiden aufweisen.

Alle betrachteten Steinzellen lassen sich auf zwei Grundformen zurückführen: die allseitig gleichmäßig und die einseitig verdickte, von denen die große Vielgestaltigkeit durch Variation in der Weite und Anzahl der Tüpfel, der Richtung der Zelle zur Larvenkammer und der Verteilung der Wandverdickung abzuleiten ist.

Sehen wir uns die Formen der ersten Gruppe genauer an, so finden wir, daß allen Zellen, wenigstens soweit sie den Schutzschichten angehören, die tangentiale Streckung zur Larvenkammer gemeinsam ist, so daß also die Unterschiede durch Kombination der übrigen Merkmale bedingt sein müssen.

Am nächsten stehen sich unter allen betrachteten sklerenchymatischen Zellen diejenigen aus den Schutzschichten der Radicis- und Albopunctatus-Galle, da sie sich einzig und allein durch ihre Größe unterscheiden. Nahe verwandt mit diesen beiden Formen und nur durch die Tüpfelung unterschieden sind die Steinzellen der Globuli-Galle, etwas weiter entfernt stehen schon diejenigen aus Andricus inflator und curvator, da bei ihnen, und besonders bei der letztgenannten Art, die Gleichmäßigkeit der Wandverdickung nicht mehr streng eingehalten wird.

Wenden wir uns zur zweiten Gruppe, dem einseitig verdickten Typus, so finden wir hier einen weit größeren Formenreichtum, was auch erklärlich ist, da sich hier besonders durch die Veränderung der gegenseitigen Lage der dünnen und verdickten Wände große Mannigfaltigkeit erzielen läßt.

Zwar möchte ich die Sklerenchymzellen der Sieboldi- und der Corticis-Galle in diese Gruppe nehmen, doch kann man sie auch mit demselben Recht zur ersten Gruppe stellen, da die beiden Gallen die alleinige Verdickung der Außen- oder Innenwände nicht immer streng durchführen und in der Kristallschicht der Corticis-Galle der Unterschied in der Wandstärke bei weitem nicht so ausgeprägt ist wie in den eigentlichen einseitig verdickten Zellen.

Aus der Zahl der typisch einseitig verdickten Elemente hebt sich die Gruppe der Linsengallen durch die völlige Formengleichheit ihrer Sklerenchymzellen heraus, während die der übrigen Gallen durch je eine charakteristische Form ausgezeichnet sind, die bald durch die Weite der Tüpfel (Divisa) und großes Lumen (Longiventris), bald durch eigenartige Übergänge der verdickten Wandstellen in die unverdickten

(Folii) und die radiale Streckung zur Larvenkammer (Linsengallen, Disticha) bedingt ist.

Ebenso wie die Sklerenchymzellen der Gallen untereinander große Formverschiedenheit aufweisen, lehrt auch ein Vergleich dieser Zellen mit denen der normalen Eiche, daß von der Galle nicht eine einzige Form, sei es als Zelle, sei es als Gewebe unverändert aus der Mutterpflanze entnommen wird.

Was die Form der Zellen selbst anbelangt, so kommen für einen Vergleich nur die allseitig gleichmäßig verdickten Elemente der Galle in Betracht, da die Eiche normalerweise zur Bildung einseitig verdickter Zellen nicht befähigt ist[1]).

Die größte Ähnlichkeit zwischen den betrachteten Elementen der Galle und der Eiche konnte ich in den Steinzellen der Globuli-Galle und denen aus der Cupula konstatieren, aber es fallen auch sofort Unterschiede ins Auge (Textfig. 7 und 43), da die Zellen aus der Galle größer und weiter getüpfelt sind, ein größeres Zellumen besitzen und ihre ganze Oberfläche weit mehr abgerundet ist.

Es erübrigt sich wohl, nachdem ich so Unterschiede an einander sehr nahe stehenden Formen nachgewiesen habe, all die einzelnen Verschiedenheiten in beiden Fällen aufzuzählen. Ich möchte nur ganz allgemein die beiden Sklerenchymzellgruppen dahin charakterisieren, daß in den normalen Elementen der Eiche die Tüpfel eng, dabei wenig zahlreich und die Oberflächen der Zellen glattwandig sind, während in der Galle die Tüpfel gewöhnlich weit und die Zellformen abgerundet sind.

Durch diese verschiedene Gestaltung der Oberfläche der Zellen wird hier auch der durchgreifende Unterschied zwischen normalem und pathologischem Gewebe bedingt: Während wir in der Mutterpflanze — ich konnte nur die eine Ausnahme an der Ansatzstelle der Frucht konstatieren — stets Gewebe ohne Interzellularen mit fest aneinanderschließenden Wänden haben, werden in den Gallen durchgehends Gewebe mit Interzellularräumen gebildet, die teilweise eine recht beträchtliche Größe erreichen. Ferner bilden die Sklerenchymzellen in der Eiche mit Ausnahme der Samenschale und der Knospenschuppen keine geschlossenen Gewebemassen, sondern stets sind in dieselben unverholzte Elemente eingestreut (Cupula, Fruchtspitze usw.), so daß nie so zu-

1) Küster, Bemerkungen zur usw., pag. 183. Ders., Beiträge zur usw., pag. 183.

sammenhängende Sklerenchymzellgruppen mit stets wiederkehrender, konstanter Größe und Zusammensetzung wie in den Schutzschichten oder z. B. im Dach der Corticis-Galle zustande kommen.

Wie schon von Küster[1]) hervorgehoben wurde, sind die Gallen nicht imstande, Stereiden zu bilden, was als sonderbar zu bezeichnen ist, da gerade die Gefäßbündel, aus denen die Gallen zur allergrößten Anzahl entspringen, in der normalen Eiche stets von Stereiden begleitet werden. Andererseits bilden wieder Gallen, die Organen der Mutterpflanze entstammen, welche keine dickwandigen, parenchymatischen Sklerenchymzellen — z. B. die Blätter — führen, solche in großer Anzahl und Mächtigkeit.

Welche Schlüsse können wir nun einerseits aus der Mannigfaltigkeit der zahlreichen Zellformen der Gallen und andererseits aus den Unterschieden, den die pathologischen Elemente gegen die normalen Zellen der Mutterpflanze aufweisen, ziehen?

Zunächst steht es wohl unbedingt fest und bedarf keiner weiteren Diskussion, daß von jedem Gallentier eine spezifische Gallenwirkung ausgehen muß, denn es werden auf genau denselben Organen, ja in unmittelbarer Nachbarschaft und miteinander verwachsen (Divisa und Disticha) gänzlich verschiedene Gallen mit weit voneinander entfernten, oder wenn auch mit ähnlichen, so doch immer merklich verschiedenen Elementen gebildet (Divisa und Longiventris).

Es fragt sich nun, ob diese Mannigfaltigkeit und anderenteils auch die Verwandtschaft der Elemente allein den Gallentieren zuzuschreiben ist oder ob auch die Pflanze einen gewissen Anteil daran hat. Aus unseren anatomischen Befunden kann man diese Frage nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, doch werde ich zeigen, daß die Elemente der Schutzschichten immerhin in einem gewissen Zusammenhange mit dem Organ der Mutterpflanze stehen, dem die betreffende Galle entsprossen ist.

Vergleichen wir nämlich die Organe der Mutterpflanze, welche die beiden oben angenommenen Gruppen der Gallen tragen, so finden wir, daß die Gallen mit allseitig gleichmäßig verdickten, also wuchtigen Schutzzellen, meistens dem Stamm, der Wurzel oder den Sprossen, jedenfalls nie den Blättern entspringen, während die Blattgallen in den

1) Beiträge zur usw., pag. 154. Pathol. Pflanzenanat., pag. 238.

Schutzschichten nur einseitig verdickte Elemente führen. Aber ebenso wie die beiden Gruppen der Sklerenchymzellen durch Übergänge miteinander verbunden sind, muß man natürlich erwarten, daß sich auch Ausnahmen von dieser Regel finden. So hat z. B. die Blattgalle von Andricus curvator, wie wir oben sahen, in der Schutzschicht teilweise gleichmäßig verdickte Zellen, aber es tritt doch eine deutliche Tendenz zu einseitiger Wandverdickung zutage. Auch umgekehrt zeigen stammbürtige Gallen (Corticis) einseitige Wandverdickung, die aber bei weitem nicht so kraß wie in den Blattgallen ausgebildet ist.

Gegen diese Auffassung, daß die Form der Elemente auch vom gallentragenden Organe abhängt, könnte man den Einwand erheben, daß die Verwandtschaft der Elemente der Gallen von der Verwandtschaft der erzeugenden Tiere herrühre. Welche von beiden Auffassungen die richtige ist oder ob vielleicht beide Ursachen zusammenwirken, können erst weitere Untersuchungen experimenteller Natur entscheiden.

Der Vergleich der Sklereiden der Gallen mit denen der normalen Eiche lehrt ein Zweifaches: Der Gallenreiz ist imstande, die Sklereiden der Mutterpflanze so umzubilden, daß sie sämtlich deutliche Unterschiede von diesen aufweisen, und zum anderen, auf Organen, die normalerweise keine Steinzellen tragen, solche zu erzeugen.

Die Bildung der einseitig verdickten Elemente erscheint ziemlich rätselhaft, da es bisher nicht gelungen ist, in der Mutterpflanze selbst oder in deren Verwandtenkreise ähnliche Formen nachzuweisen. Man muß jedoch annehmen, daß die Potenz, solche abweichenden Elemente zu bilden, in der Eiche latent vorhanden ist, und daß diese durch äußere Einflüsse, hier den Gallenreiz, ausgelöst werden kann. Eine Berechtigung zu dieser Annahme können vielleicht die folgenden beiden Tatsachen geben.

Wie schon betont wurde, ist der durchgreifendste Unterschied zwischen sklerenchymatischen Pflanzen- und Gallengeweben der, daß die Sklerenchymgruppen der Gallen reichlich von Interzellularen durchsetzt sind. Daß aber auch die Pflanze imstande ist, wenn auch nur vereinzelt, so charakterisierte Gewebe zu bilden, haben wir an der Ansatzstelle der Frucht gesehen. Der Gallenreiz kann also bewirken, daß Eigentümlichkeiten, die in der Mutterpflanze sehr selten sind, in den Gallen zur Regel werden.

Noch lehrreicher ist vielleicht ein zweites Beispiel, denn es zeigt, daß auch Elemente, die den Gallen ganz eigentümlich zu sein scheinen, gelegentlich und nur als Ausnahme in der Mutterpflanze vorkommen können. Wir hatten bei der Betrachtung der Epidermis der Ostreus-,

Divisa- und Disticha-Galle die regelmäßige Verholzung der Zelluloseschicht kennen gelernt, und so sehr diese Tatsache auch den Gallen eigentümlich zu sein schien, hatte ich doch Gelegenheit, einmal bei der Untersuchung des Griffels eine ganz ähnlich gebaute Epidermis zu finden, denn aus der Membran hob sich deutlich die Zelluloseschicht durch beginnende Verholzung heraus. Wenn diese auch niemals einen solchen Grad erreicht wie in der Galle und nie zur Regel wird — denn der Griffel stand schon im Begriff, sich von der Frucht zu lösen — so sieht man aber doch, daß die Möglichkeit einer solchen Bildungsabweichung in der Eiche vorhanden ist.

Resultate.

1. Der Beginn der Gallenbildung setzt erst ein, nachdem die Eihaut von der Cynipidenlarve durchbrochen ist und eine Verletzung der pflanzlichen Epidermis stattgefunden hat.

2. Die Larvenkammer wird nicht durch Umwallung des Eies vom umliegenden, sondern durch einen Lösungsvorgang im darunterliegenden Gewebe gebildet und erst

3. in die so vorgebildete Kammer schlüpft die Larve aus der Eihaut ein.

4. Von jeder Cynipide muß eine spezifische Gallenwirkung ausgehen, denn

   a) jede Galle führt ihr eigentümliche Sklerenchymzellen;

   b) es wird kein sklerenchymatisches Element aus der Mutterpflanze unverändert übernommen.

5. Auch das gallentragende Organ der Mutterpflanze hat einen Einfluß auf die Gestaltung der Elemente in der Galle, denn die blattbürtigen Gallen führen in der Schutzschicht einseitig verdickte, die übrigen allseitig gleichmäßig verdickte Zellen.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. L. Kny, aufrichtig zu danken. Zu ganz besonderem Danke bin ich aber Herrn Prof. Dr. W. Magnus verpflichtet, welcher während der längeren Beurlaubung des Direktors des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Berlin meiner Arbeit großes Interesse entgegenbrachte.

Figurenerklärung zu Tafel XV.

Fig. 1. Querschnitt durch eine mit einem Numismatis-Ei belegte Knospe. *a* Stichkanal, *b* Ei im Teilungsstadium. Vergr. 50.

Fig. 2. Schnitt durch Larve und Blatt mit den ersten Anzeichen der Gallenwirkung. Bei *a* hat die Larve den Kieferapparat in die Epidermis des Blattes gedrückt. Vergr. 160.

Fig. 3. Bildung der Larvenhammer. *a* Larvenkammer, *b* Larve, *c* vergrößerte Epidermiszellen der Blattoberseite, *d* der Blattunterseite, *e* Palisadenschicht, *f* Subepidermalschicht der Blattunterseite. Vergr. 127.

Fig. 4. Einsinken der Larve in die vorgebildete Larvenkammer. Vergr. 120.

Fig. 5. Die Larve befindet sich vollständig in der Kammer. Vergr. 83.

Fig. 6. Verschluß der Larvenkammer durch das ehemalige Palisadengewebe. Vergr. 83.

ANT. KAMPFE, BUCHDRUCKEREI, JENA.

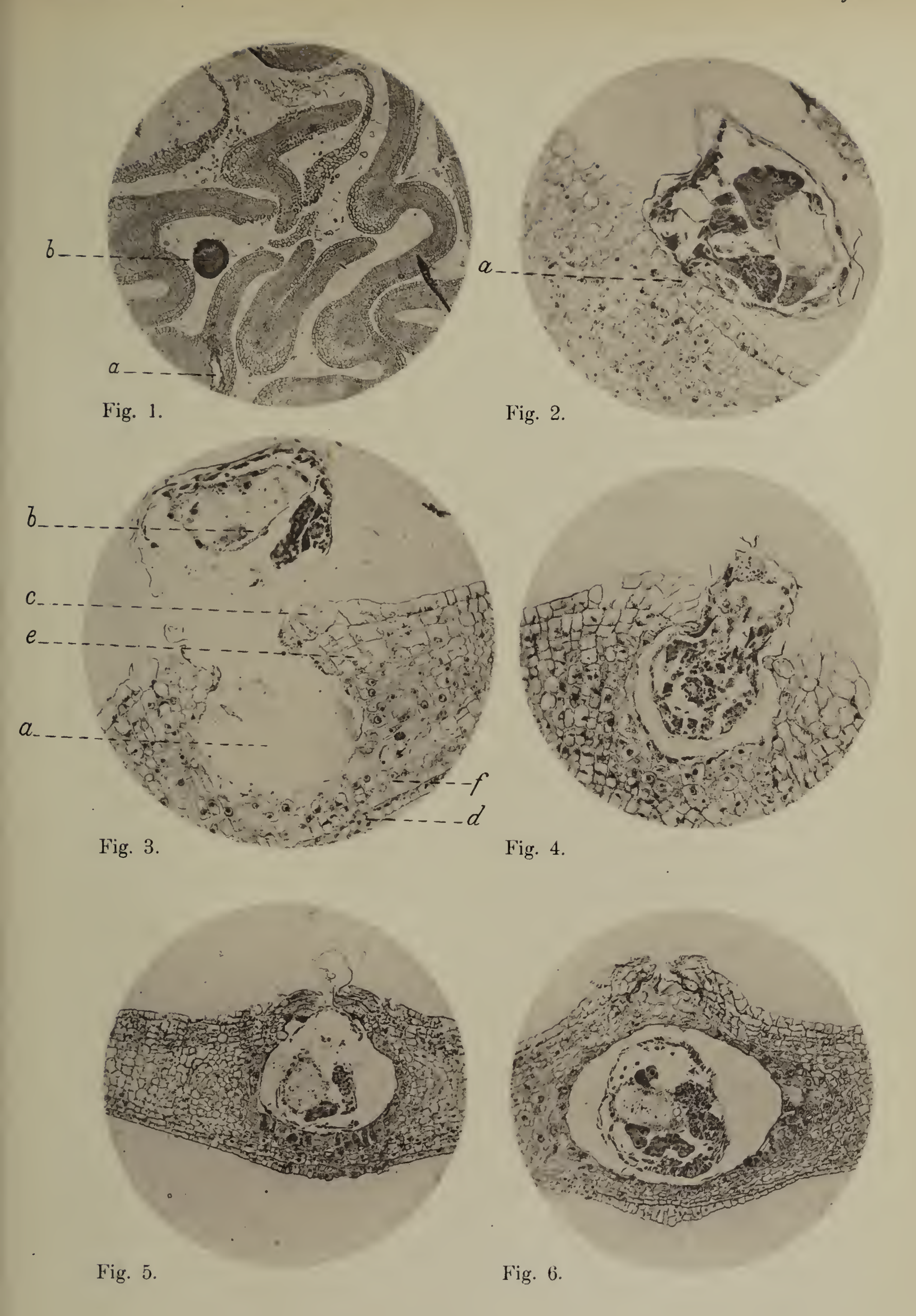


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 5. Fig. 6.

Weidel. Verlag von Gustav Fischer in Jena. J. B. Obernetter, München.

Über die Bedeutung der Periplasmodien.

Von **E. Hannig.**

III.

Kritische Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung von Tapeten und Periplasmodien.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

An den beiden Beispielen von Equisetum und Azolla ist eine komplizierte formative Tätigkeit eines auf außergewöhnliche Weise entstandenen Protoplasten nachgewiesen worden. Während im allgemeinen die Organisation des pflanzlichen Organismus darauf hinausläuft, daß seine gesamte Protoplasmamasse zum Zweck der Arbeitsteilung in einzelne durch Zellwände gegeneinander abgeschlossene Protoplasten zerfällt, wird bei den Tapeten von Equisetum und Azolla die angebahnte Trennung nach kurzem wieder gelöst. Zwischen den zahlreichen Protoplastenindividuen schwinden die Zellwände und die einzelnen Plasmakörper verschmelzen zu einem einzigen neuen Individuum, einem Plasmodium, das mantelförmig das sporogene Gewebe umhüllt. Dieses ist somit in seiner Weiterentwicklung, nicht wie das sonst bei allen anderen Zellen oder Gewebekomplexen der Fall ist, von anderen geschlossenen Zellen oder Geweben, sondern von einer Art flüssigen Gewebes abhängig. Schließlich isolieren sich die einzelnen sporenbildenden Zellen in der zähflüssigen Plasmamasse und nun beginnt die formative Tätigkeit der letzteren, die in doppelter Beziehung bemerkenswert ist: 1. weil die von ihr gebildeten Membranen von sehr auffälliger Struktur sind und 2. weil in diesem Fall nicht ein Protoplast für sich selbst eine schützende Hülle baut, sondern für zahlreiche andere gewissermaßen in ihm parasitierende Protoplasten.

Der Vorgang der Periplasmodiumbildung und seine Beteiligung an dem Aufbau der Sporenmembran fällt so sehr aus dem Rahmen des gewöhnlichen Verhaltens der Zellen höherer Pflanzen heraus, daß das Bedürfnis entsteht, seine Verbreitung und Bedeutung genauer zu untersuchen. Es wäre möglich, daß eine so auffällige Erscheinung phylogenetische Beziehungen aufdeckt und es empfiehlt sich somit, die Periplasmodiumbildung von morphologisch-systematischen Gesichtspunkten aus genau zu untersuchen.

Wir werden daher im folgenden

1. das Vorkommen der Tapetenzellen (pag. 336—354),
2. die Bildung der Periplasmodien (pag. 354—360),

3. die Beziehung der Tapeten oder Periplasmodien zur Bildung der Sporenmembran (pag. 360—369); im Anschluß daran
4. die (Sporen-)Membran der Embryosäcke (pag. 369—374)

zu behandeln haben.

1. Übersicht über das Vorkommen von Tapetenzellen.

Typische Tapeten sind bei allen isosporen Farnpflanzen und sowohl in den Mikro- als in den Makrosporangien der heterosporen ausgebildet (nur über die Hymenophylleen fehlen ausdrückliche Angaben; da aber die Sporenentwicklung auch hier untersucht ist [H. Fischer 1881, Prantl 1881] und von einem Fehlen der Tapete nichts bemerkt ist, kann über das Vorhandensein einer Tapete kein Zweifel bestehen).

In typischer Ausbildung sind sie ferner beschrieben worden für die Mikrosporangien der Cycadeen, Ginkgoaceen, Koniferen, Gnetaceen und Angiospermen, und hier so gleichmäßig und übersichtlich, daß nicht weiter auf sie eingegangen zu werden braucht.

Schwer zu beantworten ist die Frage dagegen für die Makrosporen der letztgenannten Pflanzengruppen. Hier hat sich die Bezeichnung Tapete für tapetenähnliche Gewebe bis jetzt in der Literatur nicht fest einbürgern können.

Das hängt wohl hauptsächlich damit zusammen, daß die Tapete kein morphologisch scharf definierbares Gewebe ist. Ein solches ist es wenigstens nicht in dem Sinne, daß sich die Tapetenzellen aus einer bestimmten Gewebeschicht ableiten lassen, wie man ursprünglich geglaubt hatte (Warming, 1873). Nachdem sich diese Anschauung allmählich als unhaltbar erwiesen hatte, blieb überhaupt keine scharfe entwicklungsgeschichtliche Definition mehr übrig. Die Tapetenzellen stammen nicht von einem bestimmten Gewebe, sondern bald vom Archesporium, bald von der Sporangiumwand, bald auch von beiden Geweben und sind somit, abgesehen von ihrem Inhalt, nur durch ihre Lage charakterisiert als Hülle, die direkt an das sporogene Gewebe anschließt und nach außen an die Sporangiumwand stößt. Goebel nennt Tapeten, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung „Hüllzellen zwischen sporogenem Zellkomplex und Sporangiumwand, von charakteristischem Aussehen" (Organ. pag. 768). Das „charakteristische Aussehen" erhalten die Zellen dadurch, daß sie im Gegensatz zu den übrigen Zellen der Sporangiumwand mit dichtem protoplasmatischem Inhalt gefüllt sind. Bezeichnend für die Tapeten ist aber, daß sie 1. direkt an das sporogene Gewebe angrenzen und 2. besonders inhaltsreich sind.

Die Ausbildung der Tapeten steht in engem Zusammenhang mit ihrer biologischen Bedeutung. Die Tapeten werden stets im Verlaufe der Sporenentwicklung aufgebraucht, dienen also in irgend einer Weise zur Ernährung der Sporen. Die typischen Sporen sind fast durchweg abgerundet und dabei stets mit einer derben kutinisierten Membran versehen. Die Bildung der Verzierungen und die Kutinisierung kann erst erfolgen, nachdem die jungen Sporen abgerundet sind, also erst, wenn sie sich aus dem Zellverband gelöst haben. Solange die Sporenanlage ein geschlossenes Gewebe mit zarten Membranen bildet, können die Nährstoffe von den peripherischen Sporenanlagen per Diffusion an die zentralen weitergegeben werden; wenn aber zahlreiche isolierte Sporen vorhanden sind, muß jede einzelne in dem ernährenden Medium eingebettet sein. Das günstigste Einbettungsmedium ist wohl das von den Tapetenzellen gebildete Periplasmodium. Wo ein solches fehlt, wird statt dessen (von den Tapeten?) eine Flüssigkeit ausgeschieden, in der die Sporen schwimmen und aus der sie anscheinend ihre Nahrung geliefert erhalten.

Wie man sieht, steht die Funktion der Tapetenzellen in Zusammenhang mit der Existenz der zahlreichen voneinander losgelösten, abgerundeten Sporen. Solange — von den Farnen an aufwärts — mehrere freie Mikro- oder Makrosporen gebildet werden, sind daher auch typische Tapeten vorhanden.

Das gilt in erster Linie für die Farnpflanzen selbst (eusporangiate und leptosporangiate Filices, Equisetaceen und Lycopodiaceen). Nach Aufschluß der Literatur finden sich überall (Hymenophylleen? s. pag. 67) Tapetenzellen, die in manchen Fällen scharf abgegrenzt ein- oder zweischichtig sind (Polypodiaceen usw.), in anderen eine unregelmäßige Umhüllung bilden (Equisetum usw.).

Dieselben Bedingungen wie bei den Farnpflanzen gelten dann weiter auch für die männlichen Sporen sämtlicher höherer Pflanzen, Cycadeen, Koniferen, Gnetaceen und Angiospermen. In den Sporangien entstehen zahlreiche Fortpflanzungszellen, die sich isolieren, absondern und mit derber Membran umgeben. Daher finden wir in allen Mikrosporangien der höheren Pflanzen eine typische Tapete.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Makrosporangien. Auch hier gibt es tapetenähnliche Gewebe; in der Literatur werden diese aber entweder gar nicht oder nur mit Einschränkung mit den typischen Tapeten verglichen. Eine Diskussion darüber, ob und inwieweit diese Bezeichnung berechtigt ist, findet sich nirgends, so daß wir auf diese Frage näher einzugehen genötigt sind. Die Funktion der Tapeten

hängt, wie oben ausgeführt, von dem Verhalten der Sporen, ihrer Anzahl und ihrem Zusammenhang mit dem Sporophyten ab.

Schon bei Selaginella und Isoetes werden nur vier, bei den Hydropteriden nur eine Makrospore ausgebildet, obgleich bei Azolla z. B. noch 32, bei Salvinia acht Sporenmutterzellen (Heinricher [1882]), bei Marsilia 64 (Russow 1872, pag. 58), Pilularia 32—64 (Campbell 1893 und Meunier 1887), bei Selaginella 48 (Fitting 1900) und Isoetes 16 (Fitting) Sporen angelegt werden (bei Isoetes Duriaei werden in jeder Tetrade nur zwei Sporen reif [Fitting]). Bei den Gymnospermen beginnen oft noch vier oder mehr Embryosäcke sich stärker zu entwickeln, es bildet sich aber typisch nur eine zu einer Makrospore (Embryosack) aus (Coulter, Seed plants, pag. 161). Auch bei den Angiospermen wird nur noch eine Makrospore reif.

Diese eine Spore bleibt im Gewebe eingeschlossen. Statt der zahlreichen voneinander losgelösten und abgerundeten Sporen, wie bei den älteren Archegoniaten und den Antheren der Phanerogamen ist also nur noch eine Spore vorhanden, die sich nicht mehr aus dem Gewebeverbande loslöst. Für diese Makrosporen wäre eine derbe Membran überflüssig und damit hängt es wohl auch zusammen, daß niemals mehr ein Plasmodium gebildet wird.

Bei den typischen Tapetenzellen kommt nun als Funktion nicht nur die Lieferung der Baustoffe für die Membran, sondern auch für den Inhalt der Sporen in Betracht. Denn die Sporen erfahren während ihrer Entwicklung, d. h. nach ihrer Isolierung, noch eine beträchtliche Vergrößerung, zu der die Tapeten einen Teil des Bau- und Betriebsmaterials beisteuern müssen. In dem Maße, als die Abhängigkeit der Makrospore von dem Sporophyten zunimmt, ändert sich das Verhältnis von Sporenmembran und -inhalt. Die typischen Sporen keimen erst nach ihrer Befreiung von der Mutterpflanze, die Embryosäcke keimen auf der Mutterpflanze, ein wesentlich neues Moment gegenüber den Archegoniaten, welches gerade die Frage der Ernährung betrifft.

Streng genommen dürfte man als Tapeten nur diejenigen Gewebe bezeichnen, die sich vor der Befruchtung an der Ernährung des Embryosacks beteiligen, da nur sie den typischen Tapeten homolog sind. Ungefähr würde das dann mit dem zusammentreffen, was Thomson (1905) primäre Tapete nennt, während die nach der Befruchtung funktionierenden Nährgewebe sekundäre Tapeten wären. Da keine Anzeichen darauf hindeuten, daß die Embryosackzelle von vornherein besonders mit Reservestoffen bedacht ist, müssen dem Embryosack für die Keimung, d. h. die Ausbildung des Eiapparates, mehr Nährstoffe

zugeführt werden, als dies bei den typischen freien Sporen nötig ist. Dazu kommt, daß die Embryosackzellen für allseitig eingeschlossene Zellen, eine ganz außergewöhnliche Größe erreichen, also wohl auch reichlichere Ernährung nötig haben. Schließlich sei auch hier gleich darauf hingewiesen, daß die Membranen der Embryosäcke noch sehr häufig stark verdickt und kutinisiert oder wenigstens kutinisiert sind (s. unten pag. 105 ff.), daß also auch in diesem Sinne die Verhältnisse noch ähnlich liegen wie bei den Archegoniaten bzw. Mikrosporangien der höheren Pflanzen. Es bleibt also eine reichliche Nahrungszufuhr zu dem Embryosack nötig, nur hat sich das Verhältnis der Anteile, welche auf die Membran und auf den Inhalt entfallen, zugunsten des Inhaltes verschoben. Da die Embryosackzellen im Verhältnis zu ihrer Volumgröße eine besonders kleine Oberfläche haben, können sie auch besondere Einrichtungen zur Nahrungszufuhr gebrauchen. Es wäre daher wohl begreiflich, wenn im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Einrichtung der Tapete, die sich am Scheidewege der Differenzierung in Mikro- und Makrosporen bei den Mikrosporen ganz erhalten hat, auch bei den Makrosporen nicht vollständig verschwunden wäre.

Eine Übersicht über das Verhalten der Makrosporen (Embryosack)-Hüllzellen zeigt nun folgendes:

Unter den heterosporen Farnen sind, wie schon gesagt, noch überall typische Tapeten vorhanden, weil die Sporen in den Sporangien noch isoliert sind und später aus ihnen entleert werden (Hydropteriden, Selaginellen, Isoetaceen.)

Cycadeen.

Bei Cycas besteht nach Thomson (1905, pag. 11 ff.) die Tapete beim Beginn der Endospermbildung aus einer einfachen Schicht großer kubischer Zellen, die gleichmäßig den ganzen Embryosack umgibt. Die Zellen sind mit großen Amylodextrinkörnern angefüllt, während in den Nuzellus- und Integumentzellen kleine Stärkekörner enthalten sind. Später verschwindet das Amylodextrin und die Tapetenzellen führen homogenes dichtes Plasma. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß alle Tapetenzellmembranen, wie die Embryosackmembranen kutinisiert sind (Gelbbraunfärbung mit Chlorzinkjod), während die übrigen Zellen des Nuzellus Zellulosemembranen besitzen.

Bei Stangeria, wo die Tapete nach Lang (1900, pag. 287) von dem sporogenen Gewebe abstammt, ist sie einschichtig, nach Thomson (1905, pag. 15) in der Jugend mehrschichtig, nach innen und außen scharf abgegrenzt. Die Zellen sind sehr groß, stehen mit ihrer

Längsachse senkrecht auf der Oberfläche des Embryosacks und enthalten oft zwei Kerne. Die Membranen der älteren Tapetenzellen sind nach Lang verhältnismäßig dick und kutinisiert, während die übrigen Zellen des Nuzellus aus Zellulose bestehen und dünnwandig sind. Nicht befruchtete Ovula behalten ihr mehrschichtiges Tapetum, ein Zeichen dafür, daß die Tapetenzellen als Nahrung bei der Prothalliumbildung dienen (Lang, l. c., Thomson, 1905).

Dioon ist von Chamberlain (1906) ausführlich untersucht worden. Chamberlain nennt die Nährschicht um den Embryosack „jacket“ und spricht sich erst am Ende seiner Beschreibung der jacket cells dahin aus, daß diese physiologisch und morphologisch den Tapeten um die sporogenen Zellen der Mikrosporangien entsprechen. Jugendzustände hat Chamberlain nicht untersuchen können. Aus dem Bau der fertigen Tapete scheint aber hervorzugehen, daß diese von vornherein einschichtig ist (mit vereinzelten periklinen Querwänden) und nicht wie bei Cycas und Stangeria erst im reifen Zustand. Die Tapete ist auch gegen das Nuzellusgewebe scharf abgegrenzt und besteht aus sehr großen Zellen, die, soweit sie nicht geteilt sind, mit ihrer Längsachse senkrecht auf der Embryosackoberfläche stehen. — Der Inhalt der Tapetenzellen ist insofern bemerkenswert, als die Kerne besonders groß, aber auffallend arm an Chromatin sind. Sie enthalten reichlich Protoplasma und darin dieselben Amylodextrinkörner, die Thomson für Cycas beschrieben hat. — Die Membranen der Tapete sind wieder kutinisiert, während das Endosperm- und Nuzellusgewebe nur Zellulosemembranen aufweisen; Tüpfel — wie in dem archegonial jacket — fehlen.

Encephalartos ist bisher nicht untersucht.

Zamia besitzt (Thomson, l. c. pag. 19) eine ähnliche Tapete wie Cycas und Stangeria, die gleichmäßig das ganze Ovulum umschließt und „in verschiedenen Entwicklungstadien verschieden dick ist“. Coulter und Chamberlain (1910, pag. 127) verglichen sie mit dem „spongy tissue“ der Koniferen. Die Zellen enthalten einige Amylodextrinkörner, sind einkernig und besitzen kutikularisierte Membranen.

Über die Tapete von Ceratozamia ist nichts bekannt, da Treub sie bei seinen Untersuchungen (1885) nicht berücksichtigt hat.

Ginkgoaceen.

Bei Ginkgo ist sicher ein Tapetum vorhanden, Zweifel bestehen nur darüber, wie weit sich diese Tapete erstreckt. Sprecher bezeichnet (1907, pag. 113) ein vier- bis sechsschichtiges Gewebe, in dem der Embryosack sich differenziert, als sporogenes Gewebe und nennt

nur die nach außen hin folgenden, auffallend inhaltsreichen Schichten „tissue nutritive“ oder „Tapete“, Carruthers dagegen (1907, pag. 117/18) läßt die Möglichkeit offen, daß das zentrale Nachbargewebe der Embryosackmutterzelle nicht das sporogene Gewebe bedeutet, sondern zur Tapete gehört. Sichere Beweise können für keine der beiden Ansichten erbracht werden. Daß aber das sog. sporogene Gewebe sehr wohl zur Tapete gehören könnte, dafür läßt sich als gewichtiger Grund die Tatsache anführen, daß seine Zellen eine starke Kernfragmentation aufweisen. Fast in jeder Zelle sind zwei, häufig drei oder vier Kerne vorhanden. Da für die Tapetenzellen — soweit sie kein Plasmodium bilden — die Kernfragmentation geradezu typisch ist, kann auf dieses Argument wohl ein gewisses Gewicht gelegt werden, zumal die Abstammung der Tapetenzellen auch in den typischen Fällen schwankt und teils auf das Archespor, teils auf die Wandzellen zurückgeführt werden muß. — Auf jeden Fall ist das außerhalb dieses zweifelhaften Gewebekomplexes gelegene Gewebe so scharf als Nährgewebe differenziert, daß man zum mindesten dieses als Tapete bezeichnen muß.

Koniferen.

Bei den Koniferen hat schon Goebel (1881) mehrfach für die Hüllzellen, die eine Spore oder einen mehrzelligen sporogenen Komplex umkleiden, den Ausdruck „Tapete“ verwendet. Dann hat vor allem Thomson systematisch neben den Membranen die „Tapete“ mitberücksichtigt. Nach diesen Untersuchungen ist jedenfalls nicht bei allen Koniferen die Tapete scharf differenziert. Wir sind wohl berechtigt, darin eine Übergangsstufe zu dem Verhalten bei den Angiospermen zu sehen, bei denen die Tapete überhaupt nur noch schwer nachzuweisen ist.

Wir geben hier eine kurze Übersicht über die diesbezügliche Literatur der Koniferen:

Taxaceae. Cephalotaxus besitzt nach Lawson (1907) keine deutliche Tapete. Bei Torreya ist nach Thomson die Tapete ebenfalls nicht scharf differenziert, mehrkernige Zellen und verkorkte Wände sind nicht vorhanden. Die Hülle um den Embryosack ist trotzdem tapetenartig ausgebildet, da sie große Zellkerne enthält und ihre Zellen dicht mit Stärke gefüllt sind. Auch bei Taxus fehlt in jedem Entwicklungsstadium (nach Thomson, pag. 45) eine Tapete, die angrenzenden Nuzelluszellen sind höchstens durch Plasmareichtum ausgezeichnet (Jäger 1899). Dagegen kommt ein „spongy tissue“ bei Phyllocladus (Young 1910), Podocarpus (Coker 1902), Dacrydium (Young 1910) und Saxegothaea (Norén 1908) vor.

Araucarieae. Bei Agathis fand Thomson (pag. 25) um den Embryosack Gruppen von Zellen, die sehr reich an Stärke und Plasma sind. Diese Zellen müssen als Tapete bezeichnet werden. Sie unterscheiden sich von den Tapeten bei Cycas und Ginkgo nach Thomson dadurch, daß ihre Zellen einkernig, ihre Membranen nicht kutikularisiert, die Grenze nach außen hin nicht scharf gezogen ist und schließlich dadurch, daß sie sicher vom Nuzellus (Thomson nennt sie deshalb sekundäre Tapete) und nicht vom sporogenen Gewebe wie bei Cycas (primäre Tapete, pag. 27) abstammen.

Die Verhältnisse bei Araucaria sind von Thomson nur kurz angedeutet. Nach seinen Angaben soll die Tapete nur an der Basis des Embryosacks ausgebildet sein, aber wie sonst bei den typischen Koniferentapeten kutinisierte Membranen haben. Diese Ausbildungsweise ist deshalb bemerkenswert, weil bei Agathis die Tapete keine gleichförmige Hülle um den Embryosack bildet, man also allen Grund hat, das lokalisierte Nährgewebe von Araucaria und die typische Tapete von Agathis homolog zu setzen. Damit ist dann auch ein Übergangsglied zu den lokalisierten Nährgeweben der Angiospermen festgestellt.

Abietinae. Für die Abietineen läßt sich aus der Literatur kein klares Urteil über die Verhältnisse der Tapetenzellen gewinnen.

Coulter und Chamberlain scheinen anzunehmen, daß keine Tapete ausgebildet wird, obwohl sie ein ähnliches Gewebe beschreiben. Es ist (bei Pinus Laricio) eine scharf begrenzte Schicht von zwei bis vier Zellen Breite, die sie „spongy tissue“ nennen. Nach Beendigung der Endospermbildung wird es in zwei Zonen differenziert, eine äußere Schicht tafelförmiger, fast leerer Zellen und eine innere Schicht polygonaler Zellen mit dichtem Inhalt. „It is this appearence, which has sometimes led to the impression, that a difinite tapetum surrounds a sporogenous mass“ (C. und Ch., Seed plants, pag. 81). Strasburger dagegen (1879) nennt bei Larix die von dem Archespor nach außen abgeschiedene Zelle „Tapetenzelle“. Thomson bezeichnet bei Pinus resinosa, Pinus strobus, Pinus silvestris und Pinus austriaca, ferner bei Larix Europaea, Larix Americana und Abies balsamea offenbar dieselben Gewebe unbedenklich als Tapeten. In der zweiten Auflage ihres Gymnospermenbuches (1910) haben Coulter und Chamberlain sich ebenfalls direkt für das Vorhandensein einer Tapete ausgesprochen, indem sie in dem „spongy tissue“ drei Zonen unterscheiden: 1. eine Tapetenzone, bestehend aus großen Drüsenzellen, die besonders zurzeit der Endospermbildung aktiv tätig sind, 2. eine Zone, die aus tafelförmigen,

zuletzt zerfallenden Zellen besteht und 3. eine Zone mit sehr stärkereichen Zellen. In einigen Fällen umhüllt diese Tapete den Embryosack ziemlich gleichmäßig (Pinus Strobus [Ferguson 1904], Larix Americana), in anderen wird sie, ebenso wie die Embryosackmembran, nach der Mikropyle zu mehr oder weniger stark abgeschwächt. Für die Tapetennatur dieser Zellen spricht aber unbedingt die häufig beobachtete Mehrkernigkeit, die Kutinisierung der Membranen und die allmähliche Resorption.

Taxodieae. Für die Taxodieae werden Tapeten beschrieben von Thomson für Sciadopitys (Tapete an der Basis des Embryosackes stärker ausgebildet, Membran mit Chlorzinkjod gelb) für Cunninghamia von Arnoldi. Schwach ausgebildet und jedenfalls früh zerstört wird die Tapete nach Shaws (1896), Lawson (1904) und Thomson bei Sequoia sempervirens und Sequioia gigantea und ebenso bei Cryptomeria (Thomson, Lawson). Eine scharf differenzierte Tapete findet sich dagegen bei Taxodium (Coker 1903, Arnoldi), nämlich große stärkeführende Zellen, anfangs zwei- bis dreischichtig, an der Basis bis fünf Zellen dick, die schon vor der Prothalliumbildung nur noch einschichtig sind und schließlich von dem reifenden Prothallium ganz aufgebraucht werden. Die Membranen scheinen nach Thomson etwas kutinisiert zu sein (pag. 38).

Cupressineen. Bei den Cupressineen sind die Tapeten im allgemeinen weniger entwickelt wie bei den Abietineen. Der sporogene Komplex ist bei Callitris von tafelförmigen, plasmareichen Zellen umgeben, die wir als Tapeten bezeichnen dürfen (Goebel 1881). Libocedrus hat nach Lawson (1907) ein deutliches aber wenig entwickeltes Tapetum. Bei Thuja und Biota sind (Thomson) nur Spuren einer Tapete aufzufinden. Für Cupressus gibt wieder Goebel tafelförmige Tapetenzellen an (1881), Chamaecyparis besitzt nur eine wenig entwickelte Tapete (Thomson, pag. 40). Juniperus schließlich zeigt in jungen Entwicklungsstadiem große, oft zweikernige Tapetenzellen, die nicht scharf abgegrenzt sind und dünne mit Chlorzinkjod gelb färbbare Membranen besitzen (Thomson, pag. 40 bei Juniperus sabina). Nach Norén (1907) und Ottley (1909) wird bei Juniperus communis und Juniperus virginiana eine einschichtige, großzellige und scharf abgegrenzte typische Tapete gebildet (nur für J. communis abgebildet), deren Zellen oft zweikernig sind.

Gnetaceen.

Bei Ephedra ist in etwas älteren Stadien keine Tapete mehr zu sehen, es ist nur noch eine Hülle von zerdrückten Zellen in dem Embryosack vorhanden. Während der Entwicklung des Embryosacks ist dieser nach Jaccard (1894, pag. 14) von tafelförmigen Zellen umgeben, „dont le contenu lui a fourni sans doute les aliments que nécessite son rapide accroissement“.

Welwitschia ist nicht genauer untersucht. Aus der Abbildung bei Thomson scheint aber hervorzugehen, daß eine typische Tapete ausgebildet wird.

Besonders beachtenswert, vor allem zur Beurteilung der Verhältnisse bei den Angiospermen, ist Gnetum Gnemon. Hier ist der Embryosack nicht von einer Tapete umhüllt, sondern es ist nur an seiner Basis in der Region der Chalaza ein „Pflastergewebe“ oder „Drüsengewebe“ (Coulter) ausgebildet, das durch besonderen Inhaltsreichtum ausgezeichnet ist und bei der Vergrößerung des Embryosacks nach der Befruchtung absorbiert wird, also zweifellos ein Nährgewebe darstellt. Coulter benützt und erwähnt die Bezeichnung Tapete nicht. Nach dem ganzen Verhalten der bisher beschriebenen Gymnospermen müssen wir aber dieses lokalisierte Nährgewebe als umgewandelte Tapete betrachten. Bei einer großen Anzahl von Gymnospermen hatte sich schon die Tendenz geltend gemacht, die Tapete hauptsächlich an dem Chalazaende des Embryosacks stark zu entwickeln (Abietineae usw.). Gnetum muß danach als eine Gymnosperme aufgefaßt werden, bei der der ganze apikale Teil des Nährgewebemantels um den Embryosack nicht mehr ausgebildet ist, der untere dagegen sich um so schärfer der Funktion der Nahrungszuleitung angepaßt hat. Die Ausbildung einer solchen Polarität ist gegenüber den in ein Periplasmodium eingehüllten Sporn leicht zu begreifen, da der Embryosack die Nahrung durch Vermittlung des Funiculus von der Seite der Chalaza her empfängt und überhaupt das ganze Ovulum (Chalaza, Mikropyle) polar gebaut ist, während die Mikrosporangien nach allen Seiten hin gleiche Entwicklung zeigen.

Angiospermen.

Wenn wir somit bei den Gymnospermen-Embryosäcken fast durchweg noch Tapeten antreffen, dann ist anzunehmen, daß auch bei den Angiospermen zum mindesten noch Reste dieser Organe nachweisbar sein werden. Bei den Gymnospermen ist an Stelle der freien Makrospore eine enorm große und schnellwachsende Zelle getreten,

der Embryosack, zu dessen Ernährung die Tapete dient. In dieser Beziehung hat sich auf der höchsten Entwicklungsstufe des Pflanzenreiches bei den Angiospermen nichts wesentliches geändert. Gerade in bezug auf die außergewöhnliche Größe und das schnelle Wachstum dieser Sexualzellen stimmen Gymnospermen und Angiospermen überein. Dagegen tritt ein wesentlicher Unterschied in der Ausbildung der Embryosackmembran hervor. Bei den Gymnospermen ist diese Membran noch sehr stark entwickelt und kutinisiert, bei den Angiospermen ist sie zwar auch oft noch kutinisiert, aber — abgesehen von extremen Anpassungsfällen wie Loranthus uws. — nicht mehr verdickt. Bei den Gymnospermen zeigte sich übrigens schon ein auffallender Zusammenhang zwischen Ausbildung der Tapeten und der Sporenmembranen: wo die Membran schwächer entwickelt war, trat auch die Tapete stark zurück.

Es ist darnach direkt zu erwarten, daß bei den Angiospermen überhaupt keine deutliche Tapete mehr vorkommt, und das ist auch tatsächlich der Fall. Leider ist in der Literatur eine irreführende Ausdrucksweise eingeführt worden, die zu der Meinung verleiten könnte, daß sogar sehr scharf differenzierte Tapeten in weiter Verbreitung vorhanden wären. Es sind das die schon lange bekannten Hüllen um die Embryosäcke der meisten Sympetalen, die ausführlich von Warming (1878), Vesque (1879), Goebel (1882), Hegelmaier (1889), Westermaier (1890), Chamberlain (1895), Goldfluß (1898/99), Balicka-Iwanowska (1899), Lang (1901) und Billings (1901), beschrieben worden sind. Hegelmaier nannte diese Hüllschicht Endodermis, Schwere (1896), Endothel, Goebel und nach diesem Goldfluß Epithel. Chamberlain jedoch bezeichnet sie als Tapete („Its appearance and function ist that of a tapetum, and there seemes to be no good reason why it should not receive the name"), ebenso Balicka-Jwanowska, Lang und Billings. Billings bemerkt zur Begründung: „Der Ausdruck „tapetum", wie er in dieser Abhandlung gebraucht wird, bezieht sich auf die regelmäßig angeordnete Lage von Epithelzellen, die den Embryosack umschließt und dazu dient, Nahrungsmaterial durch Auflösung und Absorption von dem umgebenden Integument zu gewinnen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung aus dem Nuzellus oder dem Integument" (Billings 1901, pag. 25). Der Ausdruck Tapete ist aber in diesem Falle vollständig unberechtigt. Die Tapete ist ursprünglich — bei den Farnpflanzen — ein Organ, das, wie oben erwähnt, aus einer Gewebeschicht des Sporangiums entsteht, die zwischen dem sporogenen Gewebe und der Sporangiumwand liegt.

Wenn der Ursprung dieses Gewebes auch insofern wechseln kann, als es bald vom Archespor, bald von dem Sporangiumwandgewebe oder auch von beiden abzuleiten ist, dann beweist das nur, daß morphologisch das Wesentliche an diesem Gewebe seine Lage zwischen Sporangiumwand und sporogenem Gewebe ist und nicht seine Abstammung von einem bestimmten Zellkomplex. Es scheint mir auch die natürlichste Auffassung der Gewebedifferenzierung, wenn man annimmt, daß von dem Gewebe, welches die Determination zum sporogenen Gewebe in sich trägt, der Reiz zur Differenzierung des Tapetengewebes ausgeht, zumal, wenn man bedenkt, daß der Umfang des sporogenen Gewebes sehr oft Schwankungen unterworfen ist. Das sprechen auch Coulter und Chamberlain aus (l. c. pag. 37), wenn sie sagen, daß man nach dem, was bisher bekannt geworden ist, schließen dürfe, daß alle sterilen Zellen, die mit dem sporogenen Gewebe in Berührung kommen, die Funktion von Tapetenzellen übernehmen.

Die Annahme, daß das Tapetum nur dann morphologischen Wert besäße, wenn es von einem bestimmten Gewebekomplex gebildet würde, läßt den Differenzierungsvorgängen nicht den nötigen Spielraum und ist deshalb für ein Gewebe von bestimmter physiologischer Funktion nicht zulässig. Sie stammt aus der Periode der rein anatomisch-morphologischen Zellableitungsuntersuchungen, die auf die Funktion wenig Rücksicht nahm und hat sich im Laufe der Zeit als unbrauchbar erwiesen. Auch Gefäßbündel, Wurzelhaare, Spaltöffnungen usw. entstehen im allgemeinen nicht aus bestimmten Zellen und haben trotzdem einen bestimmten morphologischen Wert. Die Definition der Tapete wäre danach eine topographische und zugleich physiologische und würde lauten: Die Tapete ist ein Nährgewebe für das sporogene Gewebe, das zwischen diesem und der Sporangiumwand eingeschaltet ist, eine Definition, die in ihrem Charakter etwa mit derjenigen des Markes oder der Rinde übereinstimmt. Daß das Nährgewebe dem Sporangium und somit dem Nuzellus selbst angehören muß, ist darnach selbstverständlich. Die sog. „Tapeten“ der Sympetalen gehören nun aber alle dem Integument an, denn der Nuzellus bildet ursprünglich nur einen einschichtigen Mantel um den Embryosack, der sehr früh resorbiert wird, so daß die nackte Embryozelle direkt von dem Integument eingehüllt ist. Die an den Embryosack grenzenden Epidermispartien bilden sich dann zu dem bekannten Epithel aus, das zwar die Funktion der Tapete übernimmt, aber morphologisch nicht mit dieser vergleichbar ist, das man also ebensowenig Tapete nennen darf, wie man einen etwa assimilierenden Stengel als Blatt bezeichnet.

Wie es nun mit der Tapete bei den Angiospermen steht, läßt sich am besten an der Hand eines historischen Überblicks über die diesbezüglichen Auffassungen darlegen. Der Ausdruck „Tapete“, der zuerst von Warming (1873) für die Antherengewebe angewendet worden war, wurde von Warming selbst noch nicht ausdrücklich auf das Ovulum übertragen; Strasburgers Bezugnahme (1879, pag. 5) und ebenso A. Fischer's (pag. 92) auf Warming (1877, pag. 220) beruht auf einem Irrtum. Aus Warming's Ausführungen in seiner klassischen Arbeit „de l'ovule“ und fast noch schärfer in seiner kurzen Mitteilung in der Botanischen Zeitung (1874) geht zwar hervor, daß er die Zellen, die zwischen der Embryosackmutterzellen und der Epidermis eingeschaltet werden, mit der Tapete der Antheren vergleicht; aber das Wort Tapete wendet er nirgends an (abgesehen von einem Falle, 1873, pag. 18: bei den „Epithel“zellen der Sympethalen schreibt er „un développement particulier en forme de tapis)“. Ganz allgemein wurde der Ausdruck dann von Strasburger (1879, pag. 5 usw.) wie gesagt, unter Berufung auf Warming, eingeführt und angewendet. Die Zellen, die Strasburger als Tapetenzellen bezeichnet, sind aber, ganz im Sinne Warming's, nur der engbegrenzte Komplex von Zellen, die von der subepidermalen Schwesterzelle der Embryosackmutterzelle abgeteilt werden; die Tapetenzellen des Embryosackes würden also nach Warming und ebenso nach Strasburger (1879, pag. 5, 12, 13, 14 für Dicotylen, pag. 17, 18, 19 und 23 für Monocotylen) nur einen schmalen Gewebepfropfen bilden, der zwischen dem apikalen Ende des Embryosacks und der Epidermis eingekeilt ist. Diese streng histologische Auffassung hat sich so lange gehalten, bis an ihre Stelle für die Antheren die wesentlich physiologische Definition trat, daß die Tapete eine Nährgewebehülle um den sporogenen Komplex sei (Goebel, 1881, pag. 719 und alle neueren Autoren). Die erste Auffassung läßt sich nun mit der Ernährungsfunktion insofern nicht klar in Einklang bringen, als bei der Entwicklung des Embryosackes stets nicht nur die Tapeten im Sinne Strasburger's, sondern auch eine Hüllschicht um den Embryosack, die sich an jene „Tapeten“ anschließt, durch Plasma und Kohlenhydratgehalt besonders ausgezeichnet sind und zur Auflösung kommen. Die angeführte Goebel'sche Definition ist phylogenetisch nicht ohne weiteres verwertbar, da sie eine rein physiologische ist. An anderer Stelle (Goebel, Phys.-med. Ges., Würzburg 1880, Bd. XVI, pag. 9) hebt Goebel hervor, daß die Tapetenzellbildung auch bei den Samenknospen der Angiospermen nicht auf die Abgabe einiger Tapetenzellen vom Archespor nach oben (der Spitze des Eikerns zu) beschränkt

ist. Die Embryosäcke von Alisma Plantago z. B. sind von einer Schicht sehr scharf abgegrenzter Tapetenzellen umhüllt, die vom umliegenden Gewebe stammen. Nun ist aber offenbar die Auffassung Warming's und Strasburger's unvollständig, da sie den Vergleich mit der Tapete der Antheren nicht zu Ende führt. Auch bei diesen beginnt die Tapetenbildung mit einem eng begrenzten Komplex zwischen der subepidermalen Schwesterzelle des Archespors und der Epidermis, sie bleibt aber nicht auf diesen Bezirk beschränkt, sondern schließt sich, von da aus fortschreitend, zu einer Hülle zusammen, welche den sporogenen Komplex allseitig umfaßt. Ganz ebenso liegen meiner Ansicht nach die Verhältnisse bei dem Embryosack der Dialypetalen und Monocotylen. Der Zellkomplex, den Strasburger als Tapete bezeichnet, bildet nur den Ausgangspunkt dieser Hülle. Von da greift die Bildung der Nährschicht weiter um sich und umhüllt schließlich den ganzen Embryosack. Voraussetzung für diese Auffassung ist, daß die an die „Tapete" im Sinne Strasburger's anschließenden Hüllzellen histologisch und physiologisch mit diesen Tapetenzellen übereinstimmen. Da in der Literatur bisher dieser Punkt nicht berücksichtigt ist, läßt sich auch noch keine Verallgemeinerung aussprechen. Wie bei dem typischen Tapetum werden auch hier die Tapetenzellen während der Entwicklung der Makrospore — nicht erst während der Entwicklung des Embryos (Sporophyten) — verbraucht. Zweifellos aber sind die Tapetenzellen nicht mehr so scharf differenziert, wie noch bei den Gymnospermen. Bilder wie das vom Embryosack von Capsella bei Coulter und Chamberlain (l. c. Fig. 89, pag. 97) zeigen, daß die Tapetenzellen immerhin noch hinreichend deutlich gegen das übrige Nuzellusgewebe abgesetzt sind; sie sind bedeutend größer, haben viel größere Zellkerne, enthalten reichliches Protoplasma und große Stärkekörner. Es ist zu erwarten, daß, wenn bei weiteren Untersuchungen der Nuzellusentwicklung auf diesen Punkt genau geachtet wird, sich auch bei den Dialypetalen und den Monocotylen eine weitere Verbreitung der Tapete nachweisen lassen wird. Beispiele von Tapetenbildung in dem engeren Sinne der Strasburger'schen Auffassung finden sich bei Alfred Fischer (1880) für eine Anzahl Monocotylen und Choripetalen.

Bei den Sympetalen dagegen wird man im allgemeinen nicht mehr von Tapete sprechen können. Hier besteht der ganze Nuzellus zur Zeit der Embryosackanlage nur aus den Embryosacktetraden und der Epidermis, welche diese Tetraden direkt umhüllt. Noch während des Reifungsvorganges des Embryosacks wird auch die Epidermis des Nuzellus absorbiert, so daß der Embryosack direkt von dem Integument

eingeschlossen ist. Funktionell vertritt hier, könnte man sagen, die Nuzellusepidermis vorübergehend die Tapete, morphologisch ist sie dieser aber keinesfalls homolog. Sie wird übrigens, wie schon oben hervorgehoben, sogleich durch das „Epithel" des Integumentes ersetzt, das ja dann auch den Eindruck einer Tapete macht und tatsächlich in letzter Zeit meist so genannt wurde. Goebel gebraucht in seiner Organographie nicht den Ausdruck Tapete, sondern Epithel.

Ob die eigentliche Tapete bei allen Sympetalen fehlt, wäre erst durch weitere Untersuchungen festzustellen.

Es scheint nun nach den Angaben Strasburger's und anderen Untersuchungen, daß im allgemeinen bei den Monokotylen die Ausbildung der Tapete bedeutend geringer ist wie bei den Choripetalen. Die Reihenfolge der großen Angiospermenabteilungen wäre alo nach der Ausbildung der Tapete folgende: Dialypetalen, Monokotylen, Sympetalen. Hier scheint, daß man darin eine Bestätigung der zuletzt von Wettstein (Systemat. Bot., Bd. II, pag. 193) ausführlicher begründeten phylogenetischen Theorie sehen kann, nach der die Monokotylen sich früh von den Choripetalen abgezweigt haben, und die Sympetalen die jüngste Abteilung bilden.

Moose.

Die vergleichende Darstellung hat gezeigt, daß sich die Tapetenbildung von den isosporen Filizinen über die heterosporen aufwärts bis zu den Antheren und Embryosäcken der Angiospermen verfolgen läßt. Wenn aber ein Organ so durchgehend von den Farnen an bis zu den jüngsten Formen auftritt, dann muß man sich fragen, ob es nicht auch schon bei den Vorläufern der Farne, bei den niedersten Archegoniaten, d. h. bei den Moosen vorhanden ist.

Die Frage ist, soviel ich sehe, in der Literatur bisher nicht diskutiert worden, und der Ausdruck Tapete hat auch nirgends Verwendung gefunden. Nur Goebel legt sich (1886, pag. 569) die Frage vor, ob auch bei den Bryinen Archespor und Tapete vorkommen, spricht aber nachher nur noch von dem Archespor ohne die Frage der Tapete weiter zu verfolgen. Es ist klar, daß als Homologon für die Tapete — wenn wir zunächst die Laubmoose ins Auge fassen — nur der sogenannte Sporensack in Betracht kommen kann. Es wäre wieder zu untersuchen, ob dieser Sporensack histologisch und physiologisch der Tapete der Farnpflanze entspricht. Über die Zellteilungsvorgänge an sich sind wir nun durch eine Reihe sehr sorgfältiger Arbeiten von Lantzius Beninga (1850), Leitgeb (1874—1882), Kienitz-Gerloff (1874) u. a. genau unterrichtet,

auf den Inhalt und dessen Zusammenhang mit der Ernährung der Sporen ist aber bei dem damaligen vorwiegenden Interesse für rein histologische Zusammenhänge wenig geachtet worden. Nur Goebel führt an (1881), daß die Zellen des äußeren und inneren Sporensacks durch Inhaltsreichtum ausgezeichnet sind und die Aufgabe haben, die Nährstoffzufuhr zu den Archesporzellen zu besorgen. Der Funktion nach stimmten dann auch die Sporensäcke mit den typischen Tapeten überein. Dieselbe Übereinstimmung finden wir aber auch, soweit wir eine solche gelten lassen wollen, in histologischer Beziehung. Die Zellen des Sporensackes geben, wie sehr schön u. a. die Abbildung 108 bei Campbell (Mosses and Ferns, 2. Aufl., pag. 206) zeigt, ebenso wie bei vielen Filizinen und wie später bei den Antheren durch perikline Teilungen aus den angrenzenden Geweben hervor. Daß hier eine sterile zentrale Partie (die Kolumella) übrig bleibt und somit die innere Tapete zu liefern hat, kann die Auffassung nicht weiter beeinträchtigen.

Ähnlich wie die Bryales verhalten sich die Sphagnaceen (Waldner) und Andraeaceen (Kühn und Waldner); der innere und äußere Sporensack sind auch hier mit feinkörnigem Plasma gefüllt und führen Stärkekörner.

Bei den Lebermoosen existiert, soweit aus der Literatur zu ersehen ist, nur eine einzige Gruppe, bei der man von einer rudimentären Tapete reden könnte. Es sind das die Anthoceroteen, die bekanntlich eine Sonderstellung unter den Lebermoosen einnehmen, insofern sie einerseits Beziehungen zu den Algen zeigen (ein Chromatophor mit Pyrenoid), andererseits in der Ausbilduug ihrer Sporophyten wieder die höchste Organisation aufweisen. Eine Angabe über den Inhalt der Sporogonwandzellen findet sich wieder nur bei Goebel (1895, pag. 10): „Die dem Sporenraum angrenzende innerste Schicht dient offenbar zur Aufbewahrung der Assimilate und Überführung derselben zu den sporenbildenden Zellen“. Diese Schicht ist, wie die Abbildung 2 bei Goebel zeigt, auch durch die Gestalt ihrer Zellen etwas von der übrigen Wand abgehoben. Ihre Entstehung scheint nach der erwähnten Figur eine ähnliche zu sein, wie diejenige des Sporensacks bei den Laubmoosen, so daß kein Grund vorhanden ist, diese Schicht nicht als primitiven äußeren Sporensack oder als primitive Tapete zu bezeichnen. Man kann übrigens noch weiter gehen und auch schon Andeutungen oder Vorläufer des inneren Sporensacks bei Anthoceros feststellen. Es werden nämlich nach Goebel (l. c., pag. 11) auch in der Columella Stärke und andere Bildungskörper gespeichert und dem sporogenen Ge-

webe zugeleitet. Wenn auch keine bestimmte Gewebeschicht differenziert ist, so kann die Ausbildung der Columella doch als Vorläufer des inneren Sporensacks angesprochen werden.

Eine derartige Tapete wie bei Anthoceros treffen wir bei den übrigen Hepaticae nicht mehr an. Noch einfachere Formen kommen aber bei einzelnen, vielleicht bei allen Lebermoosen vor. Genaue Angaben darüber finden sich nur für die Ricciaceen. Hier übt die einschichtige Sporogoniumwand selbst die Funktion des Tapetums aus. Sie ist nach Lewis (1906) und Garber (1904) durch Plasmareichtum ausgezeichnet, sondert Nährstoffe in das Sporogonium ab und wird schließlich (nach Beer) resorbiert. Die Sporen liegen dann frei im Archegoniumbauch, der oft mehrschichtig wird und somit die Funktion der fehlenden Kapselwand übernimmt. Auffällig ist bei diesen Sporogonen, daß die Sporen in eine sog. „schleimige“ Flüssigkeit eingebettet sind. Diese Flüssigkeit liefert zweifellos zum großen Teil die Nährstoffe für die Entwicklung der Sporen, die unter den oben angeführten Bedingungen ihre Membranverdickung ausbilden. Dieselbe Flüssigkeit scheint bei allen übrigen Lebermoossporogonen vorhanden zu sein, und wir werden auch weiter unten bei denjenigen Pteridophyten usw., die kein Tapetenplasmodium erzeugen, von ähnlichen Vorkommnissen zu sprechen haben. Bei den Moosen muß man in dieser Flüssigkeit wahrscheinlich zwei Stoffgruppen auseinander halten, die schleimigen Substanzen und die eigentlichen Nährstoffe. Denn die schleimigen Substanzen, die in manchen Zellen die biologische Aufgabe zu haben scheinen, das Sporogon bei der Reife unter Wasseraufnahme zur Öffnung zu bringen (z. B. Riella, Goebel 1895, pag. 8), bleiben bis zur Reife zum großen Teil im Sporogon erhalten. während die eigentlichen Nährsubstanzen während der Entwicklung aufgebraucht werden. Nach Goebel entstehen die Schleimsubstanzen bei Riella wahrscheinlich durch Verquellung von sterilen, zwischen die Sporen eingestreuten Zellen. Nach Campbell soll ein ähnlicher Schleim bei Anthoceros von der Auflösung der Sporenmutterzellen stammen (1907, pag. 480), während Beer über den Ursprung des Schleimes bei Riccia keinen Aufschluß zu geben vermochte. Die Nährstoffe dagegen werden bei Riccia und Ricciocarpus nach Angabe der Autoren durch das Amphitecium selbst ausgeschieden, dem damit die Nährfunktion, also die Funktion einer Tapete zukommt. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei denjenigen Formen der Marchantiaceen, Jungermaniaceen und Anthoceroteen, die rudimentäre oder typisch ausgebildete Elateren besitzen. Goebel hat in seinen Archegoniatenstudien darauf hingewiesen (1885,

pag. 7 ff.), daß die sterilen Zellen zwischen den Sporen, also die primitiven Elateren, als Reservestoffbehälter für die sich entwickelnden Sporen dienen und bezeichnet sie direkt als Nährzellen (pag. 10). Goebel führt hier und später aus (Org., pag. 326), daß bei den höher organisierten Lebermoossporogonen die Elateren in der Jugend langgestreckte Leitungsbahnen bilden, die den größten Teil ihres Inhaltes zur Ernährung der Sporen abgeben.

Wir sehen also, daß bei den Sphagnaceen, Andraeaceen und Bryaceen das sporogene Gewebe allseitig von einer Nährschicht umgeben ist. Man könnte sagen, daß ein Nährgewebe an dieser Stelle aus physiologischen Gründen vorhanden sein muß, und daß diese einfache Tatsache nicht genügt, um das Gewebe mit dem Tapetum zu homologisieren. Aber erstens haben wir festgestellt, daß auch die Entstehung der Nährschicht in vielen Fällen mit derjenigen der typischen Tapeten übereinstimmt und zweitens können wir wohl sagen, daß das Nährgewebe durchaus nicht die Beschaffenheit haben muß, die wir bei den Laubmoosen antreffen. Denn abgesehen davon, daß das Nährgewebe auch einseitig etwa an der Basis der Kolumella entwickelt sein könnte, finden wir bei den Lebermoosen tatsächlich noch ganz andere Einrichtungen vor. Bei den niederstehenden Marchantiaceen, Jungermaniaceen und den Anthoceroteen sind besondere „Nährzellen" vorhanden — teils sterile Sporenzellen, teils die Vorläufer der Elateren —, die hier zwischen die Sporen eingestreut sind. Auch die typischen Elateren funktionieren in ihrer Jugend nach Goebel als Nährzellen. Bei einem Teil der genannten Moose sind außer diesen Nährzellen noch die Zellen des Amphitheciums an der Ernährung beteiligt.

Wenn also bei den Laubmoosen nur der Sporensack als Nährgewebe funktioniert, so sind wir berechtigt, ihn als besondere Einrichtung zu betrachten und als einen Vorläufer der Tapete der Farnpflanzen anzusprechen. Die Moose würden sich im ganzen von den Farnpflanzen dadurch unterscheiden, daß bei ihnen das Nährgewebe, die „Tapete". noch[1]) sehr wenig charakterisiert ist und ferner dadurch, daß innerhalb der Gruppe der Moose noch keine Stetigkeit in der Form der Nährgewebe besteht, die wir dagegen von den Farnpflanzen

1) In einer Untersuchung jüngsten Datums über ein sehr merkwürdiges Lebermoos, Monoselenium tenerum, hat Goebel (1910) durch vergleichende Untersuchungen sehr wahrscheinlich gemacht, daß Riccia nicht am Anfange, sondern am Ende der Riccien-Marchantiaceen-Reihe steht und als reduzierte Form zu betrachten ist. Es wäre danach möglich, daß man hier wie bei den Elateren, so auch bei den Tapeten von einem reduzierten, nicht von einem primitiven Organ zu sprechen hätte.

an aufwärts überall antreffen. Nur bei den Sympetalen, dem letzten Gliede der Entwicklungsreihe, hat, wie wir gesehen haben, ein angrenzendes Gewebe die Nährfunktion übernommen, weil hier die der Tapete entsprechende Zellschicht schon ganz im Anfang der Entwicklung verschwindet.

Fassen wir zum Schlusse das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung der Archegoniaten, Gymnospermen und Angiospermen zusammen, so ergibt sich folgendes: Nicht nur bei den Filicinen und den Antheren (Mikrosporangien) der Gymnospermen und Angiospermen ist ein Tapetengewebe ausgebildet, sondern dieses Gewebe existiert auch schon bei den Moosen und existiert noch bei den Embryosäcken (Makrosporen) der Gymnospermen und Angiospermen. Bei den Moosen finden sich die Vorläufer der Tapetenzellen (Lebermoose) und zum Teil schon rudimentäre Tapeten (Anthoceros, Sporensack der Laubmoose), bei den Embryosäcken greift allmählich eine Reduktion der Tapete Platz. Sehr deutlich ist diese noch vorhanden bei den meisten Gymnospermen (bei den Cycadeen), nur noch in spärlichen Resten bei einem Teil der Angiospermen (Dialypetalen); und die höchst differenzierte und wohl jüngste Gruppe, die Sympetalen, sind fast wieder auf die Stufe der Riccien hinabgesunken, da nur noch eine einschichtige Makrosporangiumwand vorhanden ist, die ganz im Anfang der Entwicklung von dem Embryosack (Makrospore) resorbiert wird. Dafür ist an Stelle der Tapete ein anderes Ernährungsgewebe getreten, das sehr auffällige „Epithel" (Goebel), das dem Integument angehört, und oft fälschlich Tapetum genannt wird.

Die von Hofmeister aufgestellten Gründe für die Annahme eines phylogenetischen Zusammenhanges der Archegoniaten-Gymnospermen-Angiospermen lassen sich also noch ergänzen durch Berücksichtigung der Tapete als eines charakteristischen, durch die ganze Reihe nur wenig variierenden Organs.

Tabellarisch würde sich die Übersicht über das Vorkommen der Tapete folgendermaßen gestalten:

Moose.

Anthoceroteen.	Lebermoose.	Laubmoose.
Primitive Tapete und „Nährzellen".	Andeutung einer Tapete und „Nährzellen" (Elateren).	Rudimentäre Tapete (Sporensack).

Farnpflanzen.

Überall typische Tapete.

	Gymnospermen.	
Makrosporen. Hier meist typische zuweilen reduzierte Tapete.		Mikrosporen. Typische Tapete.
	Angiospermen.	
Makrosporen. Reduzierte Tapete.	Choripetalen.	Mikrosporen. Typische Tapete.
Reduzierte Tapete.	Monocotylen.	Typische Tapete.
Keine Tapete (als Ersatz „Epithel“ des Integuments).	Sympetalen.	Typische Tapete.

2. Übersicht über das Vorkommen und Fehlen eines Periplasmodiums.

Es ist nötig, der folgenden Übersicht eine Erklärung über den Ausdruck Periplasma vorauszuschicken. Die Bezeichnung Periplasma wird in letzter Zeit vielleicht mehr als früher, für zwei verschiedene Dinge angewendet. Einmal im Sinne der vorliegenden Arbeit für den Protoplasten, der durch Verschmelzung der Tapetenprotoplasten entstanden ist, dann aber auch für die Protoplasmareste, die in den Ascis der Ascomyceten, bei den Siphoneen usw., der Anlage der Sporen in dem Sporenbehälter um die Sporen herum übrig bleibt. Im letzteren Falle kann man natürlicherweise auch vom Periplasma reden, nicht aber von einem Periplasmodium. Denn hier verschmelzen nicht Protoplasten nachträglich miteinander, die ursprünglich eine Hülle um die Oosporen oder Askussporen bildeten, sondern das Periplasma ist der Rest eines einzigen vielkernigen Protoplasten, dem sozusagen der Kern zur Sporenbildung ausgeschnitten ist. Bei den Ascomyceten ist dieser Rest kernlos, bei den Phycomyceten liegen in ihm zahlreiche Kerne.

Da zwischen diesen beiden Arten von Protoplasten ein wesentlicher Unterschied besteht, sollte der gemeinschaftliche Name nicht beibehalten werden. Die Abkehr von diesem Gebrauch ist um so leichter und natürlicher als de Bary für die Hüllprotoplasten bei den Pilzen den Namen Epiplasma eingeführt hatte, wir also nur auf die ursprüngliche Bezeichnung zurückzugreifen brauchen. Es soll daher im folgenden der Ausdruck Epiplasma im Sinne de Bary's verwendet werden, Periplasma und Periplasmodium aber nur da, wo eine Verschmelzung von Tapetenzellen vorliegt (vgl. unten pag. 92).

Die weite Verbreitung der Periplasmodienbildung hängt mit ihrer Bedeutung für die Sporenentwicklung zusammen. Die Hauptfunktion

des Plasmodiums, die aber z. T. auch von den nicht aufgelösten Tapetenzellen ausgeübt werden kann, ist die Ernährung der wachsenden Sporen.

Die Beispiele von Equisetum und Azolla haben nun gezeigt, daß dazu als weitere Aufgabe der Ausbau der Sporenmembranen kommen kann. Wo letzteres der Fall ist, liefert das Plasmodium zugleich das kolloidale Medium, in dem die isolierten Sporen in kugelförmiger Gestalt ihre derben Membranen ausbilden können. Fehlt das Plasmodium, so muß trotzdem ein derartiges Medium für die Entwicklung der isolierten Sporen vorhanden sein. Es ist das der sog. schleimige Inhalt der Sporangien, über dessen nähere Beschaffenheit bis jetzt nur wenig bekannt ist. Wenn tatsächlich ein schleimiges Medium in den plasmodiumfreien Sporangien gebildet wird, dann hätten wir hier eine Art natürlicher Nährgelatine vor uns. Der Schleim soll in diesem Fall entweder von den Tapetenzellen ausgeschieden werden, oder von den verquellenden Sporenmutterzellmembranen (Leitgeb, Campbell) oder von den sterilen Zellen (Goebel, 1895). Aus ihm beziehen die Sporen ihre Nährstoffe und das nötige Wasser. Er ist also der Ersatz für das Medium des Periplasmodiums. Wir werden somit bei den Pflanzen, bei denen kein Periplasmodium ausgebildet wird, ein solches schleimiges Sekret der Tapetenzellen im Innern der Sporangien erwarten. Die folgenden speziellen Ausführungen sollen nun unter Innehaltung der systematischen Reihenfolge darlegen, wie weit die bisherigen Untersuchungen die Existenz eines Periplasmodiums oder an dessen Stelle eines Sekretes aus der Tapete nachgewiesen haben.

Ricciaceen. Nach Garber (1904, pag. 161) und Lewis (1906) wird von dem Amphithecium von Ricciocarpus eine große Menge Nährmaterial abgesondert, das den Raum zwischen den Spormutterzellen ausfüllt und allmählich von diesen resorbiert wird. Das Sporogon von Riccia glauca enthält „Schleim" (Beer, 1906), der im Laufe der Sporenentwicklung wieder verschwindet.

Marchantiaceae. Hier erwähnt nur Goebel (1895 und Organogr., pag. 322) eine Flüssigkeit im Innern des Sporogons. Sie enthält Nährstoffe von den sterilen Zellen bzw. den Elateren im Sporenraum. Leitgeb spricht von einem Periplasma bei Corsinia, womit er aber nur Sekrete aus den sterilen Zellen (Nährzellen) meinen kann (1884, pag. 37, 38), und von einem umhüllenden Schleim bei Reboulia, über dessen Entstehung er sich ebenfalls nicht äußert. Bei den Anthocerotaceen sind die Sporen in eine schleimige Substanz eingebettet die nach Leitgeb (1884) und Campbell (1907) von der Auflösung der Sporenmutterzellen rühren soll. Über den Inhalt des

Sporangiums von Notothylas und Dendroceros (Mottier, 1894; Lang, Ann. of bot., Vol. XXI) existieren keine näheren Angaben. Auch bei den Jungermaniaceen ist die Frage nach dem Inhalt des Sporangiums wenig untersucht. Bei Sphaerocarpus hebt sich das Sporogon früh vom Inhalt ab, die Sporen sind von einer schleimigen Flüssigkeit umgeben (Leitgeb, 1889, pag. 15; Goebel, Organ., pag. 321), die Goebel mit derjenigen der „Wasserbäuche" der Kalyptra einiger Laubmoose vergleicht. In dem Sporogon von Riella verschwindet nach Goebel (1895, pag. 8) die sterile Zelle frühzeitig, und an ihrer Stelle tritt eine schleimige Substanz auf, durch deren Quellung das Sporogon später gesprengt wird. Während Porsild (1903, pag. 434) angibt, daß die Sporen durch Fäulnis der Kapselwand frei werden, berücksichtigt Leitgeb in seinen Untersuchungen den Kapselinhalt nicht, und Kienitz-Gerloff erwähnt nur, daß die Räume zwischen den Sporenmutterzellen bei Marchantia von Flüssigkeit erfüllt zu sein scheinen (1874, pag. 169). und spricht bei Pellia epiphylla direkt von „freischwimmenden" Primordialzellen (1874, pag. 197).

Die Farnpflanzen seien in der Reihe besprochen, in der sie im Englerschen System angeordnet sind.

Die Hymenophyllaceen sind eine der wenigen Familien der Filices, bei denen ein Plasmodium nicht ausdrücklich beschrieben ist. Trotzdem ist anzunehmen, daß ein solches auch hier ausgebildet wird, da, wie schon angeführt (pag. 67), nirgends etwas von einem besonderen Verhalten dieser Familie bemerkt wird.

Abgebildet oder beschrieben ist das Plasmodium im übrigen für Cyathaeaceae (Bower 1900, pag. 58), Polypodiaceae (Rees 1866, Huy, Tschistiakoff 1871, 1874, 1875, Bower 1900), Mattoniaceae (Bower 1900), Gleicheniaceae (Bower 1899), Schizaeaceae (Prantl 1881, Bower 1900, Binford 1907), Osmundaceae (Bower 1899, Strasburger 1889), Marsiliaceae (Russow 1872, Strasburger 1907), Salviniaceae (Russow l. c., Juranyi 1872, Heinricher 1882, Strasburger 1873, Hannig), Marattiaceae (Luerssen 1872, Tschistiakoff 1875, Bower 1897), Ophioglossaceae (Holtzmann 1892, Cardiff 1905, Steven 1905, Beer 1906, Burlingame 1907), ferner für die

Equisetaceen (Strasburger 1882, 1889, Russow 1872, Hannig).

Lycopodiaceen. Bei Lycopodium werden nach den Figuren Bower's (1894) und nach Lotsy (1909, pag. 439) die Tapeten nicht gelöst. Wie es hier mit der Sporangiumflüssigkeit steht, wird nicht angegeben.

Auch für Psilotum und Tmesipteris ist das Verhalten der Tapetenzellen nicht sicher bekannt. Bower's Figuren (1894) für Psilotum sind vielleicht als Plasmodium zu deuten; ebenso möglicherweise Abbildung 180, Fig. 5 bei Wettstein (1903—1908), in der nach dem Text zu der Abbildung die Sporenmutterzellen zwischen „aufgelösten“ Zellen liegen. Für Tmesipteris ist außer der Angabe Bower's (1894), daß die Tapetenzellen „are undergoing disorganisation“, nichts bekannt. Das Schicksal der Tapetenzellen bleibt also hier zweifelhaft, um so mehr als man bei den unsicheren Verwandtschaftsbeziehungen der Psilotaceen zu den Lycopodiaceen keinen Rückhalt für die Beurteilung hat, und also die Angaben Bower's in bezug auf die Tapetenzellen sich nicht immer als zuverlässig erwiesen haben (s. Fitting 1900, Selaginella). Für Selaginella und Isoetes ist durch Fitting's Untersuchungen festgestellt, daß die Tapetenzellen nicht aufgelöst werden, daß also kein Plasmodium entsteht. In beiden Fällen aber verflüssigen sich trotzdem die Mittellamellen der Sporenmutterzellen, und es tritt in dem Sporangium des Plasmodiums eine schleimige Flüssigkeit mit eigenartigen Gerinnseln auf, die aber nach Fitting keine Plasmareaktion geben und sonst nicht näher zu definieren sind. Die Flüssigkeit wird nach Angabe Fitting's von den Tapetenzellen sezerniert, die schließlich völlig schrumpfen.

Bei den heterosporen Filicineen verhalten sich die Tapeten in den Mikro- und Makrosporangien noch gleich, da in beiden Fällen die Mikrosporen bzw. die Makrospore noch isoliert werden. Von den Cycadeen an aufwärts wird die Makrospore zum Embryosack und damit in Zusammenhang bei keiner Pflanzengruppe mehr ein Tapetenplasmodium gebildet.

Die Mikrosporen werden aber nach wie vor isoliert, das Verhalten der Tapeten muß daher für diese von Fall zu Fall besprochen werden.

Cycadeen. Es scheint, daß die Tapetenzellen nicht aufgelöst werden. Lang (1897) gibt für Stangeria an, daß die Wände der Tapetenzellen verschwinden, die Tapetenprotoplasten aber erhalten bleiben. Vermutlich hat Lang die Wände nur übersehen, denn, wie oben gezeigt, sind die Wände z. B. bei Equisetum so zart, daß sie selbst mit Immersion nur schwer zu erkennen sind.

Für Zamia und Ceratozamia gibt Smith (1907) an, daß die Tapetenzellen bis zum Tetradenstadium erhalten bleiben, daß dann ihre Zellwände aufgelöst werden und schließlich „The mass of nutritive substance lines the sporangial cavity“. Die Tapetenzellen sollten darnach

zu einem Plasmodium verschmelzen, das aber nicht zwischen die Sporen eindringt, sondern nur wie ein plasmatischer Wandbelag die Sporangiumwand auskleidet (vgl. l. c. Fig. 38). Wahrscheinlich sind auch hier die Tapetenzellwände übersehen. Wäre das nicht der Fall, dann hätten wir hier ein Zwischenstadium zwischen den unaufgelösten Tapeten und dem typischen Periplasmodium. Über das Verhalten der Tapetenzellen in den Mikrosporangien der übrigen Cycadeen (Cycas, Dioon, Encephalartos, Macrozamia) liegen keine Angaben vor. Im ganzen scheint also aus der Literatur hervorzugehen, daß bei den Antheren der Cycadeen kein Periplasmodium gebildet wird.

Auch bei Ginkgo bleiben, wie es scheint (Sprecher, pag. 157), die Tapetenzellen unaufgelöst.

Dasselbe ist wohl der Fall bei den Koniferen. Auch hier ist das Verhalten der Tapetenzellen nur wenig berücksichtigt. Coulter und Chamberlain geben für Pinus an, daß die Tapete nicht aufgelöst wird. Coker beschreibt bei Taxodium Tapeten mit dichtem Inhalt, die zur Zeit der Kernteilung in den Pollenkörnern desorganisiert werden (1903, pag. 4). Der Wortlaut dieser Notiz läßt darauf schließen, daß es sich nicht um ein Periplasmodium handelt, sondern nur um die allmähliche Resorption der Tapetenzellen. Bei anderen Koniferen Biota (Goebel 1881), Callitris (Goebel 1881), Juniperus (Land 1904), Podocarpus (Burlingame 1908) ist wohl festgestellt, daß eine Tapete gebildet wird, deren weiteres Schicksal aber nicht verfolgt. Die vorliegenden Untersuchungen lassen es jedoch als wahrscheinlich erscheinen, daß auch bei den Antheren der Koniferen die Tapeten zum Teil aufgelöst werden.

Über Ephedra macht Land (1904) ebenfalls keine Angaben, woraus auf Übereinstimmung mit den Koniferen, also auf ein Unterbleiben der Auflösung, geschlossen werden kann. Karsten schreibt (1893, pag. 345) bei Gnetum, daß die Tapetenzellen zur Zeit der Tetradenbildung bereits „desorganisiert", höchstens noch in ihren Umrissen erkennbar sind. Also auch hier, wie es scheint, keine Auflösung der Tapete. Wie die Tapeten bei Welwitschia sich weiter entwickeln, ist nicht untersucht.

Wenn wir dagegen die Angiospermen durchmustern, kommen wir zu dem Resultat, daß die Tapetenzellen in der Regel aufgelöst werden und ein Plasmodium bilden. Strasburger hat bei seinen ausgedehnten Untersuchungen eine große Reihe von Pflanzen aus den verschiedensten Familien (Potamogeton, Araceen, Liliaeceen, Orchideen, Geraniaceen, Malvaceen, Passifloreen, Oenothereen, Polemoniaceen, Acanthaceen, Dipsa-

caceen, Cucurbitaceen und Kompositen) untersucht und bei fast allen Plasmodiumbildungen beschrieben. Bei einigen wenigen (Ericaceen, Boragineen, Labiaten, Valerianeen und Campanulaceen) ist die Plasmodiumbildung nicht beschrieben. Da aber keine besonderen Angaben über ein Fehlen derselben vorliegen, ist es wahrscheinlich, daß diese Fälle kein abweichendes Verhalten zeigen. Nicht so sicher ist die Ausbildung eines Periplasmodiums, wenn wir von anderen Angaben absehen, bei den von den Amerikanern bearbeiteten Pollenentwicklungen. Coulter und Chamberlain haben in ihrem Buch die Plasmodiumbildung gar nicht erwähnt, sondern sprechen nur von „desorganisation". Ob damit Auflösung und Verschmelzen oder nur Resorption gemeint ist, läßt sich nicht sagen. Jedenfalls kehrt dieser Ausdruck bei allen Schülern des Hull bot. laboratory (Schaffner 1897, R. Schmitt 1898, Wiegand 1900 usw.) wieder, die alle nur nebenbei die „desorganisation" erwähnen. Nur Duggar (1900) und Merrel (1900) beschreiben kurz für Symplocarpus und Silphium die Bildung eines „general protoplasmic stratus" durch die aufgelösten Tapetenzellen. Es wäre möglich, daß in allen Fällen, in denen nur von „desorganisation" oder „disintegration" gesprochen wird, Plasmodiumbildung gemeint ist. Das gilt vielleicht auch für die merkwürdige Beschreibung und Abbildung, die Caldwell (1899) von Lemna gibt. Dort sollen einige Sporenmutterzellen steril bleiben und zwischen die fertilen eingekeilt sein; vielleicht liegt aber nur eine Verwechslung mit Plasmodiumbildung vor. Sicher ist, daß keinesfalls bei allen Phanerogamen ein Plasmodium gebildet wird. Denn für eine Pflanze, Sarrazenia, hebt Shreve (1906) zweimal ausdrücklich hervor, daß zu keiner Zeit die Tapetenzellen zwischen die Sporen einwandern. Wenn also für einen einzigen Fall erwiesen ist, daß die Plasmoniumbildung unterbleibt, dann könnte dies leicht weiter verbreitet sein, als sich aus der Literatur ersehen läßt. Soviel steht trotzdem fest, daß das typische Verhalten bei den Pollenkörnern der Angiospermen die Auflösung der Tapete ist. Im übrigen bedürfen die meisten Beispiele der Literatur, für die eine solche Auflösung nicht beschrieben ist, im Hinblick auf das Verhalten von Sarracenia der Nachuntersuchung.

Es sei hier in tabellarischer Übersicht nochmals kurz zusammengefaßt, was wir über das Vorkommen von Periplasmodien wissen:

Moose.
Tapete nicht aufgelöst.

Filices.
Typisches Plasmodium.

Equisetaceen.
Typisches Plasmodium.

Lycopodiaceen.

Lycopodinen.	Psilotineen.	Selaginelleen.	Isoetaceen.
Tapete nicht aufgelöst.	Kein Plasmodium (?).	Kein Plasmodium.	Kein Plasmodium.

Cycadaceen.

Makrosporen.	Mikrosporen.
Tapeten nicht gelöst.	Tapeten nicht (?) gelöst.

Koniferen.

Makrosporen.	Mikrosporen.
Reduzierte Tapete nicht gelöst.	Tapeten nicht (?) gelöst.

Angiospermen.

Makrosporen.	Mikrosporen.
Tapeten, wenn überhaupt vorhanden, nicht gelöst.	In der Regel typisches Plasmodium. (In einzelnen Fällen Tapeten nicht gelöst.)

3. Die Beziehung der Tapeten oder Periplasmodien zur Sporenmembran.

Wenn die Ausbildung der Tapete in der Reihe: Archegoniaten, Gymnospermen, Angiospermen als Ergänzung zu den bisher bekannten Merkmalen des phylogenetischen Zusammenhanges dieser Abteilungen dienen konnte, so ist das bei der Periplasmodienbildung nicht mehr der Fall. Denn wenn man sieht, daß die Tapete bei den Laub- und Lebermoosen noch nicht aufgelöst wird, daß bei dem Gros der Filicinen überall Tapetenplasmodien auftreten, daß sie bei höchst organisierten Farnpflanzen und dann bei den Gymnospermen wieder verschwinden, dann sollte man erwarten auch bei den Angiospermen keine Plasmodien mehr zu finden. Das ist aber merkwürdigerweise nicht der Fall, vielmehr tritt bei der Mehrzahl der Phanerogamen in den Antheren wieder ein typisches Periplasmodium auf. Die Plasmodienbildung kann somit nicht von phylogenetischen, sondern nur von histologischen Gesichtspunkten aus betrachtet werden, d. h. wir können nur untersuchen, inwieweit das Periplasmodium bei der Bildung der Sporenmembranen beteiligt ist und auf welche Weise die Sporenmembranen gebildet werden, wenn kein Periplasmodium vorhanden ist.

Ehe wir damit beginnen, sind einige Worte über die Nomenklatur der Sporenhäute nötig. Die verschiedenen Sporenhäute sollen folgendermaßen benannt sein:

Exospor (Exine) (mit Leitgeb und den meisten übrigen Autoren), die zuerst von dem Sporenprotoplasten selbst gebildete Haut der Sporenzelle.

Endospor (Intine) (Leitgeb, Strasburger u. a.) die Lamelle, welche nach Anlage des Exospors vom Sporenprotoplasten direkt als innerste Lamelle der Sporenhaut gebildet wird.

Mesospor (Fitting), eine Lamelle, die mitunter zwischen dem Exospor und dem Endospor vom Protoplasma angelegt wird.

Perispor (Strasburger, 1907, pag. 181), Lamellen, die den Membranen eines Sporenprotoplasten von einem Periplasmodium aufgesetzt werden.

Speziallamelle in Anlehnung an Strasburger (1907, pag. 182) die äußere Schicht des Exospors. Diese Schicht wird von mehreren Autoren als eine von der Spezialmembran abgespaltene Lamelle betrachtet (Leitgeb, Treub, Fitting u. a.) und Epispor (Strasburger) oder Perispor (Leitgeb, Fitting) genannt. Daß die Bezeichnung „Perispor" für die von außen aus dem Plasma aufgelagerten Lamellen zweckmäßiger beizubehalten ist, hat Strasburger betont (1907, pag. 182); Strasburger möchte daher den Namen Epispor für die von der Spezialmembran abgespaltenen Lamellen reserviert haben. Es dürfte aber praktischer sein von der Verwendung dieser Bezeichnung bei den Sporenpflanzen ganz abzusehen. Denn erstens ist, wie wir zeigen werden, bisher noch nirgends mit Sicherheit nachgewiesen, daß das sog. Epispor der Sporenpflanzen von der Spezialmembran stammt, und es bleibt als gleichbegründete Möglichkeit die Differenzierung aus dem Exospor übrig; und zweitens müssen wir logischerweise die Bezeichnung Epispor für die Thallophyten reservieren. Dort finden wir ebenfalls häufig eine Plasmamasse, die an der Bildung der Sporenmembran beteiligt ist. Diese Plasmamasse ist zwar biologisch, nicht aber histologisch mit dem Periplasmodium gleichwertig, da sie einen Plasmarest, nicht ein Plasmodium darstellt. De Bary hat sie bei den Pilzen Epiplasma genannt, um sie von dem Periplasma der höheren Pflanzen zu unterscheiden. Nach Analogie des Ausdruckes Perispor müßten wir die äußerste Sporenhaut der Pilze und Algen, soweit sie aus dem Epiplasma stammt, als Epispor bezeichnen. Um für die Außenschicht des Exospors, die aus der Spezialmembran entstanden sein soll, einen kurzen Ausdruck zu haben, wollen wir sie Speziallamelle nennen, was in Anbetracht ihrer oft auffälligen Gestalt, auch wenn sie nicht von der Spezialmembran herrühren sollte, noch bezeichnend bliebe.

Wenn wir nun dazu übergehen, die Beziehungen der Sporenmembranen zu dem Periplasmodium bzw. den Tapetenzellen zu untersuchen, so können wir von einer Lamelle der Sporenhaut, vom Endospor ganz absehen. Denn diese wird ja vom Sporenprotoplasten inner-

halb und nach dem Exospor gebildet, kann also zu der Umgebung des Exospors gar keine Beziehungen haben. Im übrigen ist also festzustellen, inwieweit das Periplasmodium an dem Aufbau der Sporenhäute beteiligt ist — denn merkwürdigerweise wirkt es selbst da, wo auffällige zentrifugale Membranverdickungen vorhanden sind, durchaus nicht immer direkt mit —, und ob sich bei fehlendem Plasmodium andere Elemente in der Umgebung der Sporen formativ betätigen.

Moose. Für die bisher untersuchten Moossporen ist es noch ganz unentschieden, wie die Sporenmembran gebaut ist. Nach Leitgeb's Untersuchungen sollte eine „Speziallamelle (vgl. unsere Nomenklatur), ferner Exine und Intine bei Sphaerocarpus, Riccia, Grimmaldia u. a. Marchantiaceen und bei Anthoceros vorhanden sein. Leitgeb gibt an, daß die Speziallamelle aus der innersten Schicht der Spezialmutterzelle (bei Sphaerocarpus), aus der innersten Schicht der Spezialzellen (bei Riccia usw.) entstehe. Straßburger dagegen glaubte mit Sicherheit entscheiden zu können, daß die äußerste Lamelle der genannten Sporen eine eigene Haut sei und bezeichnet sie deshalb nicht als Epispor, sondern als Außenschicht der Exine (Str., 1889, pag. 104—118). Beer hat gerade die Frage der äußersten Lamelle sehr eingehend geprüft, konnte aber trotz aller Bemühungen zu keinem entscheidenden Resultate kommen (1906, pag. 281). Man muß dieser vorsichtigen Beurteilung Beer's unbedingt recht geben. Gegen Leitgeb wendet er im wesentlichen ein, daß man daraus, daß die in Frage stehende Lamelle mit der Spezialwand anfangs fest verbunden sei, nicht schließen dürfe, daß sie aus dieser differenziert und abgespalten werde. Gegen Strasburger ist das entgegengesetzte Bedenken zu erheben. Die äußerste Lamelle ist von vornherein der Spezialwand so innig angeschmiegt, daß sie als ein Saum derselben erscheint. Wenn auch Strasburger (1899) angibt, daß sie sich von dieser abhebe, so gilt dies doch nur, wie Strasburger's Fig. 24, Taf. III zeigt, für ein Stadium, in dem diese Membran schon verhältnismäßig dick ist; und das könnte gerade das Stadium sein, in dem nach der Annahme Leitgeb's die Lamelle sich von der Spezialwand abzutrennen beginnt.

Von den Moosen können wir also mit Sicherheit nur aussagen, daß die Sporenmembran kein Perispor besitzt, nicht aber, ob statt dessen (wie Campbell, 1905, pag. 64 usw. annimmt), eine von außen aufgesetzte Speziallamelle oder nur eine aus zwei Schichten zusammengesetzte Exine, eine Innenschicht und eine Außenschicht der Exine, vorhanden ist.

Auch für die Farnpflanzen sind nur verhältnismäßig wenige und vielfach sich widersprechende Daten bekannt.

H. Fischer (1891) gibt an, daß bei Hymenophyllum ein Epispor bzw. Perispor fehle, daß dafür das Exospor warzig sei. Bei den von ihm untersuchten Polypodiumarten (Ausg. Polypodium aureum und Polypodium vulgare) soll ein Perispor vorhanden sein. Nach Russow (1872) sollen die Verzierungen auf dem Exospor von den Spezialzellwänden stammen. Aspidium filix mas bildet nach Kny ein Perispor, das sich in Falten vom Exospor abhebt. Alle diese Autoren haben aber die Entwicklung der Sporenmembran gar nicht oder nur nebenbei untersucht. Der einzige, der die Bildung der Sporenhäute genau verfolgt hat, ist Tschistiakoff, der für Aspidium falcatum angibt (1874), daß sich aus verdichtetem Periplasma ein Epispor bilde, das anfangs nur ein dünnes Häutchen darstelle, später grobschaumige Struktur annehme.

Sehr merkwürdig ist eine Angabe von Karsten (1894) über die Sporenmembran von Polypodium imbricatum. Die bilateralen Sporen



Fig. 1. Fig. 1 *a*.

Fig. 1. Schnitt durch die Sporenmembran ven Aspidium falcatum mit schaumartiger Struktur (Perispor?), (nach Tschistiakoff 1874).
Fig. 1 *a*. Polypodium imbricatum. Links Spore mit, rechts ohne „Elatere" (nach Karsten 1894).

dieser Pflanze sind jede einzeln umgeben von einem, aus zahlreichen annähernd konzentrischen Windungen zusammengelegten Band, das Karsten wegen seiner Übereinstimmung mit den Spiralbändern der Equisetummembran direkt als Elatere bezeichnet (s. nebenstehende Textfig. 1*a*, nach Karsten 1894). Es entsteht auch anscheinend in ganz analoger Weise aus einem Häutchen (unserem Elaterenhäutchen), das von dem Periplasma um die Spore abgelagert wird. Hier wäre demnach ein echtes Perispor vorhanden. Leider war das Untersuchungsmaterial Karstens nicht derartig, daß eine ausreichende Verfolgung der Entwicklungsgeschichte dieser Elateren möglich gewesen wäre, und es ist deshalb zu wünschen, daß diese bei Gelegenheit nochmals vollständig durchgeführt würde.

Jedenfalls lassen die bisherigen Angaben über Polypodium imbricatum es möglich erscheinen, daß auch die grobschaumige Struktur von Aspidium falcatum und anderer Filicinen (H. Fischer spricht bei Blechnum spicant von einer Hülle mit zellenartigem Bau, bei Aspidium lobatum von „Zellen", die in eine Spitze ausgezogen sind, usw.) einem echten Perispor entspricht.

Bau und Entwicklung der Sporenmembranen sind für die Mattoniaceen und Gleicheniaceen gar nicht untersucht.

Bei den Schizaeaceen erwähnt Prantl (1881) ausdrücklich, daß das Periplasmodium an der Bildung der äußersten Membranlamelle nicht beteiligt sei. Es könnte also hier höchstens eine Speziallamelle vorliegen.

Das gleiche gilt nach den Angaben Strasburgers (1889, pag. 98 bis 100) für Osmunda, da die Osmundasporen sich noch innerhalb der Spezialzellen mit einer Membran umgeben. Freilich treten erst nach Auflösung der Spezialzellwände die mäandrischen Verzierungen auf. Ob wirklich die dazu nötigen Substanzmassen „die deutlich radial-poröse Exine durchwandern", ob dieselben nicht vielleicht doch vom Periplasma direkt geliefert werden, müßte doch wohl nochmals untersucht werden.

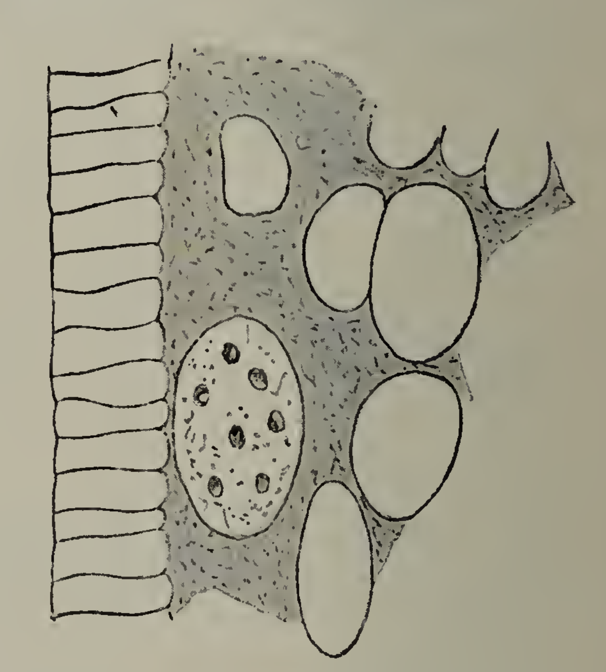


Fig. 2. Teil des Periplasmodiums von Marsilia elata. Links die Prismenschicht (Perispor), welche aus dem Periplasmodium gebildet und dem Exospor aufgelagert wird (nach Strasburger 1907).

Zweifellos sichergestellt ist die Bildung der Makrosporenmembran von Marsilia durch Strasburger's wiederholte Untersuchungen (1882, 1889, 1898 und 1907). Auf die Vakuole, in welcher der Sporenprotoplast liegt, wird von dem umgebenden Periplasmodium zuerst ein feinporiges Häutchen aufgelagert. Dann treten in einem hellen Hof des Plasmodiums um dieses Häutchen herum Körnchen auf, welche die Anlage der sog. Prismenschicht bilden, im Längsschnitt als radiale Streifen, im Querschnitt als Netzwerk erscheinen (s. nebenstehende Textfig. 2, nach Strasburger 1907).

Die Prismenschicht ist anfangs nach außen zu offen (wie solche Partien erkennen lassen, die bei der Präparation losgerissen sind), die Prismen mit gallertiger Substanz gefüllt. Wenn die Prismen ihre definitive Größe erreicht haben, werden sie nach außen durch ein zu-

sammenhängendes Häutchen abgeschlossen. Schließlich wird noch eine Gallertschicht, das sog. Außenperispor, aufgelagert. Marsilia besitzt demnach ein echtes und zwar sehr massiv ausgebildetes Perispor.

Bei den Mikrosporen sollen die Verhältnisse nach Strasburger ähnlich sein wie bei den Makrosporen.

Von Pilularia hat Meunier eingehend die Bildung der Mikro- und der Makrosporenmembran beschrieben und zweifellos dargelegt (Campbell 1893, Meunier 1887), daß die Perisporbildung der beiderlei Sporen ähnlich verläuft wie bei Marsilia.

Sicher gilt das auch für Salvinia. Strasburger bezeichnet sogar den Inhalt des Makrosporangiums direkt als Massulae (1889, pag. 18.) Die Beschreibungen von Juranyi (1872), Heinricher (1882) und Strasburger lassen erkennen, daß Salvinia ein Perispor besitzt, das große Ähnlichkeiten mit demjenigen von Azolla zeigt.

Bei den Marattiaceen sind die Verhältnisse wieder nicht klargestellt. Nach Tschistiakoff (1875, pag. 6) soll ein Perispor vorhanden sein, das von der innersten Schicht der gallertigen Spezialwand abgespalten wird, aber an der reifen Spore wieder verschwindet. Jonkmann (1878) findet es auch noch an der fertigen Spore, gibt aber an, daß es sich leicht ablösen lasse.

Eine direkte Beteiligung des Periplasmas an dem Aufbau der Sporenmembran ist nach den neuesten Untersuchungen (Stevens 1905, Cardiff 1905, Beer 1906, Burlingame 1907) bei den Ophioglossaceen nicht nachzuweisen, es soll hier überhaupt nur ein Endosporium und ein, allerdings verhältnismäßig dickes, Exosporium vorhanden sein.

Equisetum besitzt nach den Ausführungen im ersten Teil der Arbeit ein Perispor.

Bei den Lycopodiaceen ist die Sporenentwicklung nur für Lycopodium eingehender untersucht (Tschistiakoff 1874 und 1875). Epi- oder Perispor fehlen nach diesem Autor, Periplasma ist aber auf keinen Fall an der Bildung der Sporenmembran beteiligt. Nach Tschistiakoff soll nur Exo- und Endospor vorhanden sein, während Strasburger und Leitgeb drei Lamellen beschreiben, die nach Strasburger's entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen alle drei sporeneigene Membranen darstellen. Ein Perispor ist also bei Lycopodium sicher nicht vorhanden. Allem Anschein nach fehlt überhaupt ein Plasmodium. Es wäre möglich, daß bei eingehender Untersuchung sich ein ähnlicher Verlauf der Membranentwicklung herausstellte, wie bei Selaginella.

Am genauesten untersucht ist die Entwicklung der Makrosporen von Selaginella und Isoetes (Fitting 1900, Lyon 1901), und trotzdem ist auch hier die Frage nach dem Vorhandensein einer Speziallamelle nicht entschieden. Die Sporen werden innerhalb der Spezialmembran fertig ausgebildet und erhalten ein Exo-, Endo- und zwischen beiden eingeschaltet ein Mesospor. Außerhalb dieser drei Lamellen bildet sich dann bei Isoetes (weniger entwickelt bei einigen Selaginella-Arten) noch eine dicke mit stachelartigen Verzierungen versehene Lamelle („Perispor“ nach Fitting, nach unserer Nomenklatur „Speziallamelle“). Fitting selbst konnte nicht entscheiden (pag. 130) ob diese Lamelle aus den innersten Schichten der Spezialzellmembran hervorgeht, ob sie aus der äußersten Lamelle des Exospors entsteht, oder ob sie sich aus einer Lamelle bildet, die noch vor Entstehung des Exospors vom Plasma an die Spezialwand angelagert wird. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme, daß die Lamelle eine Differenzierung der Spezialmembran darstellt. Die Untersuchungen Fitting's, die mit aller möglichen Sorgfalt und Gründlichkeit durchgeführt sind, zeigen, daß auch bei Isoetes und Selaginella die Frage nach dem Vorhandensein einer Speziallamelle vollständig unentschieden ist. Die Substanzen, die das Material für die Verdickung der Speziallamelle zu liefern haben, müssen auf jeden Fall zuerst andere Membranen durchwandern, und zwar, wenn sie von dem Sporenprotoplasten geliefert werden, die schon vorhandenen Sporenhäute (Meso- und Exospor), wenn sie von der Sporangiumflüssigkeit geliefert werden, die Spezialmembran. Für die Erklärung hätte also in dieser Beziehung keine der drei von Fitting angeführten möglichen Fälle besondere Vorzüge.

Unentschieden ist ferner auch das Verhalten der Cycadeenpollenkörner. Juranyi (1882, pag. 47) und Treub (1885, pag. 41) finden, daß die Pollenmembran aus der inneren Schicht der Spezialwände hervorgehe, wenn auch Treub (bei Zamia muricata) sich nicht ganz sicher darüber aussprechen wollte. Strasburger dagegen (1898, pag. 89) bestätigt bei Ceratozamia longifolia zwar die tatsächlichen Angaben von Treub im wesentlichen, folgert aber daraus, daß die kutinisierte Pollenhaut von dem Protoplasten der Spore gebildet werde, und daß sie als Exine (Exospor) zu bezeichnen sei, da an reifen Sporen noch eine, wenn auch sehr zarte Intine vorgefunden werde. Bei den Cycadeen zeigt also die Mikroporenmembran nur zwei Lamellen, eine Exine und eine Intine, so daß formative Beziehungen zu einem Periplasma oder einer Sporangiumflüssigkeit gar nicht existieren können.

Der Bau und die Entwicklung der Sporen von Ginkgo sind nicht untersucht.

Eine dritte Haut neben Endospor (Intine) und Exospor (Exine) scheint auch bei den Gymnospermen zu fehlen. Strasburger hat gefunden (1882, pag. 115 und 1889, pag. 92), daß die Sporenmembran bei Pinus laricio als polleneigene Membran innerhalb der Tetraden gebildet wird und gibt dann weiter an, daß erst nach der Auflösung der Tetraden die Flügel entstehen und zwar dadurch, daß sich eine Außenschicht der Exine von einer gleichstarken Innenschicht abhebt. Nach einer Abbildung bei Coulter und Chamberlain (1901, pag. 91, Fig. 69 *c*), deren Richtigkeit ich nach eigenen Untersuchungen bestätigen kann, bilden sich die Flügel noch innerhalb der Spezialzellen aus. Es ist wahrscheinlich auch hier im allgemeinen keine Speziallamelle vorhanden (da kein Periplasma gebildet wird, ist natürlich die Bildung eines Perispors nicht möglich).

Von den Gnetaceen fehlen wieder entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Das Verhalten der Mikrospore wird aber kaum wesentlich von demjenigen bei den Koniferen abweichen.

Auch bei den Angiospermen-Pollenkörnern mit den auffälligen stacheligen oder gitterförmigen Verzierungen besteht die Membran nur aus Exine und Intine. Die mehrfachen Untersuchungen von Strasburger (1889 und 1898), ebenso diejenigen von Wille (1886) und in neuester Zeit von Beer (1905) haben gezeigt, daß die Stacheln und Gitter auf der Exine schon in ihrer Gestalt fertig angelegt sind, ehe das Periplasmodium gebildet und zwischen die Sporen eingewandert ist. Die Stachel- und Leistenbildung bei den Angiospermenpollenkörnern beruht danach auf zentrifugalem Membranwachstum, eine direkte formative Beteiligung des Periplasmas liegt dabei nicht vor.

Eine Vergleichung der Bildungsweise der Sporenmembranen hat also für den Charakter der äußeren Sporenhäute folgendes ergeben:

Bakterien.
Exospor und Epispor.

Pilze.
Exospor event. + Epispor.

Algen.
[Exospor event. + Epispor?] [1]).

1) Berthold (1886. pag. 316) gibt an, daß bei der Bildung des Epispors von Spirotaenia wahrscheinlich Epiplasma beteiligt ist, und Oltmanns (1904, pag. 55) betont, daß die Bildung der Zygotenmembran von diesem Gesichtspunkt aus neu zu untersuchen wäre.

Moose.

Exospor (event. + Speziallamelle?).

Farnpflanzen.

Hydropteriden und Equisetaceen	Lycopodiaceen	Ophioglossaceen	Die übrigen Filices
Exospor + Perispor.	Exospor + (Speziallamelle?).	Nur Exospor.	Vielleicht außer dem Exospor ein echtes Perispor.

Cykadeen.

Exospor (+ Speziallamelle?).

Koniferen.

Nur Exospor.

Angiospermen.

Nur Exospor.

Das Auffallende an dieser Zusammenstellung ist, daß durchaus nicht überall, wo ein Periplasmodium gebildet wird, dieses auch formativ an dem Aufbau der Sporenmembranen teilnimmt. Ob das bei den Eufilicinen und den Marattiaceen der Fall ist, wo überall ein Periplasmodium auftritt, ist, wie gesagt, noch näher zu untersuchen. Wahrscheinlich fehlt ein Perispor bei den Ophioglossaceen. Dasselbe gilt für die Gymnospermen und Angiospermen, bei denen wohl allgemein die Tapeten aufgelöst werden. Das geschieht aber erst, nachdem innerhalb der Spezialzellen die Strukturen der Sporenoberfläche schon angelegt sind, so daß zwar eine Materiallieferung vom Periplasma aus stattfinden dürfte, aber kein Aufsetzen einer Periplasma-Membran.

Es ist nun nicht zu verkennen, daß zwischen den Skulpturen der Perisporien und denen der Exosporen (Exinen) ein gewisser Unterschied besteht. Bei allen Perisporien ist die Oberflächenstruktur mehr oder weniger schaumig und unregelmäßig. Eine Ausnahme macht vielleicht Equisetum, wo nur eine unregelmäßige Körnelung, aber keine schaumige Struktur festzustellen ist. Dafür hat Equisetum mit den übrigen Perisporien die Kompliziertheit (das Schraubenband), der Struktur gemeinschaftlich. Auch bei Aspidium falcatum, dessen Entwicklungsgeschichte genauer untersucht ist und ein Perispor besitzen soll, (Tschistiakoff, Kny), erinnert die unregelmäßige schaumige Struktur auffallend an diejenige der Makrospore von Azolla, und dasselbe scheint nach H. Fischer der Fall zu sein bei Blechnum spicant, Aspidium lobatum und einigen anderen Polypodiaceen. Polypodium imbricatum

besitzt sogar (Karsten, 1894, pag. 87) ein vielfach gewundenes Elaterenband, welches demjenigen von Equisetum nach Entwicklung und Funktion genau entspricht. Die übrigen Sporenmembranen, bei denen kein Perispor vorhanden ist, zeichnen sich alle durch Regelmäßigkeit der Oberflächenstruktur aus, die meist in Form von Stacheln, Gitterwerk, Netzwerk usw. auftritt. Diese letzteren, dem Habitus nach untereinander sehr ähnlichen Membranen, können unter den verschiedensten histologischen Bedingungen entstehen, bei rudimentärer Tapete (Moose), innerhalb eines Plasmodiums (Filices ?, Gymnospermen, Angiospermen) und innerhalb der sog. Sporangiumflüssigkeit, ohne daß die Tapete aufgelöst wird (Isoetes, Selaginella). Der wesentlichste Teil der Exosporanlage verläuft dabei allgemein innerhalb der Spezialmutterzellen oder Spezialzellen. Die angeführten Unterschiede sind sicher im Wesen der beiden Lamellen begründet. Die aus dem Periplasma gebildeten machen direkt den Eindruck erstarrter, schaumiger Plasmamassen und die Kompliziertheit des Baues hängt auch damit zusammen, daß die Lamellen direkt von einem lebenden Protoplasten aufgebaut werden, während sich die Skulpturen auf den Exinen unter Intussuszeption aus Differenzierungen zu der Sporenmembran herausbilden müssen, die in ihren Anfangsstadien gar nicht direkt zu erkennen sind. Dahinzu kommt noch, daß die Perisporien in der Regel mit den Exosporen gar nicht fest verwachsen sind, sondern sich sehr leicht von denselben loslösen lassen, während die übrigen Sporenhäute, auch da, wo eine Speziallamelle vorhanden sein soll, vollständig einheitliche Membranen darstellen.

In beiden Fällen liegen zweifellos komplizierte aber fundamental verschiedene Äußerungen der direkt beteiligten Protoplasten vor, wir können jedoch bis jetzt gar nicht feststellen, welcher Art dieselben sind. Nur so viel läßt sich aussprechen, daß die Perisporbildung über den Umweg der Beteiligung eines fremden Protoplasten und der Unregelmäßigkeit der Struktur, phylogenetisch betrachtet, den Eindruck eines älteren Typus macht wie die regelmäßige und selbständigere Exosporbildung.

4. Die Sporenmembran der Embryosäcke.

Wir haben bisher nur die typischen Sporen behandelt und wollen nun noch einen Blick auf diejenigen von den Makrosporen abzuleitenden Zellen werfen, die als Embryosäcke bezeichnet werden und gerade in phylogenetischer Beziehung besonderes Interesse darbieten. In einer schwer zugänglichen Arbeit (s. Referat Bot. Zeitg. 1905, S. 227) hat vor einiger Zeit Thomson (1905) darauf hingewiesen, daß bei den Embryo-

säcken der Gymnospermen noch vielfach „Megasporenmembranen" ausgebildet werden. Auch hierbei handelt es sich wieder um einen Gesichtspunkt, der für die Beurteilung der phylogenetischen Entwicklung der höheren Pflanzen aus den Archegoniaten von Interesse ist. Man sollte erwarten, daß die Megasporen der Gymnospermen, sobald sie ihre Selbständigkeit verlieren, d. h. in dem Nuzellus der Mutterpflanzen dauernd und fest eingeschlossen bleiben, also zu Embryosäcken geworden sind, daß sie damit auch keine derbe widerstandsfähige Membran mehr erhalten. Die Arbeit Thomsons und einige spätere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß bei den Gymnospermen unter Umständen noch eine sehr dicke Membran ausgebildet wird, an der man sogar mehrere Schichten unterscheiden kann. Beim Verlust der Selbständigkeit der Makrosporen (Embryosack) ist also in der phylogenetischen Entwicklung noch ein Merkmal übriggeblieben, welches eigentlich überflüssig wäre. Die Eigenschaft der Derbwandigkeit geht zwar, je weiter man in der Pflanzenreihe emporsteigt, um so mehr verloren; sie wird aber durchaus nicht in dem Augenblick unterdrückt, in dem sie überflüssig geworden ist.

Es sollen nun zunächst die Untersuchungen von Thomson und andere einschlägigen Arbeiten kurz besprochen und daran die Frage angeknüpftwerden, ob nicht auch bei den Angiospermen noch Reste dieser Membran vorhanden sind.

Cycadeen. Schon in dem jungen Embryosack von Cycas revoluta ist die Embryosackwand sehr stark verdickt (4,5 μ) und besteht aus zwei Schichten (nach Thomson Endosporium und Exosporium). Wir fügen hier absichtlich die genaueren Angaben hinzu, damit man ermessen kann, wie scharf dies Relikt noch charakterisiert ist. Die äußere Schicht ist radial gestreift, gelblich gefärbt, in zwei Lamellen differenziert, eine innere, homogene, farblose und stark lichtbrechende und eine äußere, körnige und schwach gelbliche, aber beide Schichten sind scharf voneinander getrennt. Mit Chlorzinkjod färbt sich die äußere gelbbraun (Warming 1879, Thomson 1905), während sich die innere in einer inneren Lage violett färbt, in der äußeren ebenfalls braungelb; das Exosporium ist demnach kutinisiert, das Endosporium besteht zum Teil aus Zellulose. In älteren Embryosäcken treten geringe Änderungen in der Form und der chemischen Zusammensetzung der Membran auf. Ähnlich wie bei Cycas ist die Embryosackmembran bei Stangeria gebaut (Thomson, pag. 14, Lang 1900), Dioon (Thomson, pag. 16, Warming 1879, Chamberlain 1906), wo das Endospor eine homogene Lamelle ist, während das Exospor aus nagelförmigen Körperchen besteht (s. nachstehende Textfig. 3, pag. 371; nach

Chamberlain 1906), Zamia (Thomson, pag. 17) und Ceratozamia (Thomson, pag. 20). Die Membran ist, wie noch hervorgehoben werden muß, bei allen Cycadeen um den ganzen Embryosack herum gleichmäßig ausgebildet.

Ginkgoaceen. Die Embryosackwand besteht wie bei den Cycadeen aus zwei Schichten, einer äußeren kutikularisierten, mit unregelmäßig radialer Streifung und einer inneren Zelluloseschicht und verläuft ebenfalls auf allen Seiten des Embryosackes gleichmäßig (Thomson, Sprecher 1907, Caruthers 1907).

Koniferen. Bei den Araucarieen ist die Embryosackmembran am wenigsten typisch ausgebildet. Sie ist zwar auch hier (bei Agathis australis) beim jungen Embryosack durchschnittlich 4—5 μ dick aber nicht mehr kutinisiert, sondern nach Thomson von gleicher Struktur und chemischer Beschaffenheit wie die Intine der Pollenkörner. Ähnlich, aber dünner und reicher an Zellulose ist die junge Embryosackmembran von Araucaria imbricata.



Fig. 3. Dioon edule. Querschnitt durch die Makrosporenmembran mit homogener innerer Lamelle („Endospor") und nagelartige Verzierungen tragender äußerer Lamelle („Exospor"), (nach Chamberlain 1906).

Pinus resinosa besitzt eine Embryosackmembran (ca. 4—2 μ), die mit derjenigen der Cycadeen im wesentlichen übereinstimmt, nämlich eine äußere kutinisierte Schicht („Exosporium") und eine innere, die in zwei Lamellen differenziert ist, von denen die äußere wieder kutinisiert ist, die innere wesentlich aus Zellulose besteht. Bei anderen Pinusarten ist die Membran nicht ganz so dick. Bei Larix sind Bau und chemische Beschaffenheit ähnlich wie bei Pinus; die Membran keilt sich aber nach dem Archegoniumpol des Embryosacks zu mehr oder weniger schnell aus. Nicht wesentlich sind die Unterschiede in der Struktur bei Picea, Abies, Cedrus, Sciadopitys, etwas weniger ausgebildet bei Sequoia, Cryptomeria, Taxodium, Biota und Juniperus (bei den beiden letzteren fehlt die Verdünnung der Membran nach der Mikropyle zu). Bei Podocarpus scheint eine verdickte Membran zu fehlen, während sie bei Dacrydium gut ausgebildet ist. Ebenso fehlt sie bei Cephalotaxus, ist höchstens in sehr schwacher Ausbildung bei Taxus vorhanden (Sokolowa bildet bei Cephalotaxus Fortunei eine ziemlich starke Membran ab, Lawson findet eine solche bei Cephalotaxus drupacea erst nach der Befruchtung), während wieder die nahe verwandte Torreya eine stark entwickelte Membran besitzt.

Gnetaceen. Auch bei Ephedra scheint eine innere zellulose-artige und eine äußere kutinisierte Lamelle vorhanden zu sein; beide zusammen sind aber wesentlich schwächer (ca. 1 μ) als bei den meisten Koniferen (Sokolowa 1880, Thomson 1906). Ähnliche Ausbildung findet sich bei Welwitschia (Hooker 1863 und Thomson) und Gnetum (Karsten 1892, Lotsy 1899).

Daß bei den Gymnospermen im allgemeinen eine auffallend derbe Membran um den Embryosack ausgebildet ist, geht also aus den soeben angeführten Daten unzweifelhaft hervor. Die chemische Beschaffenheit der Membran ist allerdings nicht überall genügend untersucht, so daß man, wie schon Solms (1905) hervorgehoben hat, nicht direkt sagen kann, daß die Wände der Embryosäcke kutinisiert sind. Die Reaktionen gegen $J + H_2SO_4$, Chlorzinkjod und Saffranin genügen hierzu allein nicht. Immerhin aber läßt das Verhalten gegen diese Reagentien erkennen, daß erstens die Membranen verhältnismäßig widerstandsfähig und daß sie zweitens noch auffallend differenziert sind. Das allein dürfte genügen, um darzutun, daß die Embryosäcke noch Rudimente von Makrosporenwandausbildung erhalten haben. Es ist ja zu erwarten, daß die Embryosackwände der Gymnospermen, die sich unter ganz anderen histologischen Bedingungen entwickeln wie die isolierten Makrosporen nicht mehr genau die gleiche Struktur zeigen werden. Immerhin wäre es wünschenswert, worauf auch Solms (pag. 218) hinweist, daß entwicklungsgeschichtlich verfolgt würde, ob die beiden Schichten, die Thomson als Exosporium und Endosporium bezeichnet, tatsächlich diese Namen verdienen und ferner, daß mittels eingehender mikrochemischer Untersuchung festgestellt würde, ob die Embryosackmembranen sich in gleicher Richtung verändert haben, wie die entsprechenden Mikrosporen. Ließe sich dieser Nachweis erbringen, dann wäre die Beweisführung eine sehr viel sicherere. Aber notwendig ist diese Bedingung, wie nochmals gesagt sein soll, nicht, da schon bei typischen Sporen, wie z. B. Azolla, ein wesentlicher Unterschied in der Struktur der Mikro- und Makrospore vorhanden ist. Die bisherigen Befunde berechtigen daher schon jetzt zu dem Schluß, daß die starke Ausbildung der Embryosackmembran bei den Gymnospermen ein Analogon der Ausbildung bei den entsprechenden Mikrosporen ist, mit anderen Worten, daß reduzierte Makrosporenmembranen vorhanden sind.

Für solche Hypothesen lassen sich natürlich nur Wahrscheinlichkeitsgründe beibringen, und die Begründung wäre daher für die Gymnospermen zweifellos eine sehr viel tiefere, wenn gezeigt werden könnte, daß die „innere Schicht“ entwicklungsgeschichtlich dem Endosporium,

die äußere dem Exosporium entspricht, und daß die chemische Beschaffenheit der Embryosackmembran mit derjenigen der Pollenkornmembran mehr oder weniger übereinstimmt.

Verfolgen wir nun noch einen Schritt weiter die Entwicklung der Makrosporenmembran, nämlich bei den Angiospermen, so müssen wir auch auf solche Beweisführung noch verzichten. Die Rückbildung hat hier von den Mikrosporen schon so weit abgeführt, daß ein direkter Vergleich keinen Wert mehr hat. Wir können nur noch untersuchen, ob die Entwicklung der Embryosackmembran bei den Angiospermen in demselben Sinne verläuft wie bei den Gymnospermen. Das scheint tatsächlich bei einem Teil der Angiospermen noch nachweisbar zu sein. So haben schon Warming (1878) und Vesque (1878, pag. 242) darauf hingewiesen, daß die Embryosackmembran häufig in derselben Weise verquollen erscheint wie die Sporenmutterzellwand. Diese Verquellung findet sich aber nur in dem ganz jungen Embryosack, und aus den Angaben der beiden Autoren ist nicht recht zu ersehen, um was es sich dabei eigentlich handelt. Dagegen zeigen, und das ist für uns wichtiger, die reifen Embryosäcke häufig eine Kutinisierung der Membran. Diese wurde wohl zuerst von Westermaier (1890) angegeben, und zwar hauptsächlich für die von ihm untersuchten Monocotylen. Später von Balicka Iwanowska (1899) für eine Anzahl Scrophulariaceen. Nach Westermaier soll die Kutikularisation an der Chalazaregion, nach Balicka Iwanowska an der Mikrophyle fehlen. Es wäre sehr wohl möglich, daß eine größere oder geringere Unterbrechung an beiden Stellen vorliegt, an einem Pol für das Eindringen des Pollenschlauchs, an dem anderen für die Zuleitung von Nährstoffen aus der Chalaza. Im übrigen ist die Beschaffenheit der Embryosackmembran nicht genau untersucht worden, so daß über sie noch kaum etwas bekannt sein dürfte. Dagegen wird hier und da, z. B. bei Tricyrtis hirta (Ikeda 1902) ausdrücklich angegeben, daß der Embryosack keine Kutikula besitzt, sondern nur die Oberflächenschicht des Integuments kutinisiert ist. Ähnlich wird es wohl bei den Araliaceen sein, wo Ducamp (1902) festgestellt hat, daß die inneren und radialen Wände der Tapetenschicht kutinisiert sind, aber von der Embryosackmembran nichts berichtet. Soweit eine Kutinisierung nachgewiesen ist, und vielleicht stellt sich eine solche bei genauer Untersuchung als weiter verbreitet heraus, ist sie jedenfalls sehr auffallend. Sie ist bisher verschiedentlich zur Erklärung der Funktion der Antipoden als eines Absorptionsorgans benützt worden (Westermaier, Goldflus, Lötscher). Daraus nämlich, daß die Kutikularisierung des Embryo-

sacks nur am Antipodenende unterbrochen ist, wurde geschlossen, daß der Nahrungsstrom an dieser Stelle in den Embryosack eintritt und von den Antipoden verarbeitet wird. Dem widerspricht aber die Anordnung des Epithels, das doch zweifellos zur Übermittlung von Nährstoffen dient und somit direkt als Drüsengewebe bezeichnet werden kann (Goebel, Goldfluss u. a.). Es erscheint selbstverständlich, daß die durch das Epithel mobil gemachten Nährstoffe nicht erst an die Antipoden geleitet werden, sondern wie schon die radiale Streckung der Epithelzellen schließen läßt, direkt in den Embryosack abgeführt werden. Es wäre ferner, gerade für den Embryosack, d. h. für eine Makrospore nicht auffallend, daß kutinisierte Membranen Nährstoffe passieren lassen, denn, wie wir wissen, entwickeln sich ja die meisten Sporen im Periplasmodium oder in einem anderen flüssigen Medium, sind dabei schon in ganz jungem Zustand stark kutinisiert und wachsen und füllen sich trotzdem noch mit Reservestoffen an. Wenn man aber auf der anderen Seite an den Unterschied von freier Spore und Embryosack denkt und in Erwägung zieht, daß eine Zelle, die so schnell und stark wächst und so lebhaften Stoffumsatz bewirken muß, eine möglichst leicht permeable Membran haben müßte und statt dessen kutinisiert ist, so ist dies eigentlich nur verständlich, wenn man annimmt, daß bei den Angiospermen im Anschluß an die phylogenetische Entwicklung der Embryosackmembran bei den Gymnospermen noch ein Rudiment der Megasporenmembran in der Kutinisierung enthalten ist. Unterstützt wird diese Annahme dadurch, daß sich schon innerhalb der Reihe der Gymnospermen eine starke Rückbildung der Makrosporenmembran geltend macht und zwar nicht nur in dem Sinne, daß die Membran überhaupt schwächer wird, sondern auch insofern, als bei den höher stehenden Formen die Kutikula am Mikropylepol schwächer wird oder schließlich gar nicht mehr zur Ausbildung kommt. Es ist darnach zu erwarten, daß bei den phylogenetisch noch höher stehenden Organisationsstufen die letzten Reste der Makrosporenmembran verschwinden werden. Streng beweisen läßt sich also die Behauptung, daß die Kutinisierung einiger Embryosäcke derjenigen der Gymnospermen homolog ist, einstweilen nicht, sie erscheint aber als die beste Erklärung des Vorkommens kutinisierter Embryosackmembranen. Diese Kutinisierung ist sicher nur bei einem Teil der Angiospermen vorhanden. Die übrigen würden also zu denen gehören, bei denen die Reduktion der Megasporenmembran vollständig abgeschlossen ist. Diese wären streng genommen erst die typischen Embryosäcke, also soweit umgebildete Megasporen, daß kein Rest der Ausbildung einer Megasporen membran mehr übrig ist.

Literatur.

Arnoldi, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen III. Embryogenie von Cephalotaxus Fortunei. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 46—63.

Ders., Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaceen. Bull. soc. imp. nat. Moscou 1901, pag. 449—477.

Balicka-Iwanowska, G., Contribution a l'étude du sac embryonnaire chez certaines gamopétales. Flora 1899, Tome LXXXVI, pag. 47—71.

Beer, R., On the development of the spores of Riccia glauca. Ann. of bot. 1906, Vol. XX, pag. 275.

Ders., On the development of the spores of Helminthostachys zeylanica. Ann. of bot. 1906, Vol. XX, pag. 177.

Berridge, E. and Sanday, E., Oogenesis and embryogeny in Ephedra distachya. New phytologist 1907, Vol. VI, pag. 128—139, 167—174.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Billings, F. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 255—318.

Binford, R., The development of the sporangium of Lygodium. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 214—224.

Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse I. 1820.

Ders., Über die Entwicklung der Equiseten. Nova acta Leopold. Carol., Vol. XIV, II, pag. 1829.

Ders., Bemerkungen z. Entwicklungsgeschichte der Equiseten. Bot. Zeitg. 1853, pag. 97.

Berlese, A. N., Über die Befruchtung und Entwicklung der Oosphäre bei den Peronosporeen. Pringsh. 1898, Bd. XXXI, pag. 159—196.

Bower, Studies in the morphology of spore-producing members. I. Equisetinae and Lycopodinae. Roy. soc. phil. trans. 1894, Vol. CLXXXV, pag. 473.

Ders., II. Ophioglossaceae. Das. 1896, Vol. CLXXXVIII.

Ders., III. Marattiaceae. Das. 1897, Vol. CLXXXIX, pag. 35.

Ders., IV. The leptosporangiate Ferns. Das. 1899, Vol. CXCII, pag. 29.

Ders., V. General comparisions and conclusions 1903, Vol. CXCVI, pag. 191.

Burlingame, L. L., The sporangium of the Ophioglossales. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 34—56.

Ders., The staminate cone and the gametophytes of Podocarpus. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVIII, pag. 31—46.

Caldwell, O. W., On the life history of Lemna minor. Bot. gaz. 1899, Vol. XXVII, pag. 37—66.

Ders., Microcycas calocoma. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 118—141.

Campbell, D. H., The development of Pilularia globulifera L. Ann. of bot. 1888, Bd. II, pag. 223.

Ders., Studies on some Javanese Anthocerotaceae I. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 467.

Ders., Studies on the Ophioglossaceae (11 Taf.). Ann. jard. bot. Buitenzorg 1907, 2 sér., Tome VI, pag. 138—194.

Cardiff, J., Development of the sporangium in Botrychium. Bot. gaz. 1905, Vol. I, XXXIX, pag. 340.

Caruthers, J. E., Development of the ovule and female gametophyte in Ginkgo biloba. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIII, pag. 116—130.

Chamberlain, Ch. J., The embryo-sac of Aster novae angliae. Bot. gaz. 1895, Vol. XX, pag. 205.
Ders., Winter characters in certain sporangia. Bot. gaz. 1898, Vol. XXV, pag. 125—128.
Ders., Oogenesis in Pinus Laricio. Bot. gaz. 1899, Vol. XXVII, pag. 268—280.
Ders., The ovule and female gametophyte of Dioon. Bot. gaz. 1906, Vol. XLII, pag. 321—357.
Ders., Preliminary note on Ceratozamia. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIII, pag. 137.
Ders., Spermatogenesis in Dioon edule. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVII, pag. 215—236.
Ders., Dioon spinulosum. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVIII, pag. 401—413.
Ders., Fertilization and embryogeny of Dioon edule. Bot. gaz. 1910, Vol. L.
Chodat, R. et Bernard, C., Sur le sac embryonnaire de l'Hélosis Guayanensis. Journ. de bot. 1900, Tome XIV, pag. 118 ff.
Coker, W. C., Notes on the gametophytes and embryo of Podocarpus. Bot. gaz. 1902, Vol. XXXIII, pag. 89—107.
Ders., On the gametophytes and embryo of Taxodium. Bot. gaz. 1903, Vol. XXXVI, pag. 1—27, 114—140.
Ders., On the spores of certain Coniferae. Bot. gaz. 1906, Vol. XXXVIII, pag. 206—213.
Ders., Fertilization and embryogeny in Cephalotaxus Fortunei. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIII, pag. 1—10.
Conrad, A. H., A contribution to the life history of Quercus. Bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 408—419.
Coulter, J. M., The embryosac and embryo of Gnetum Gnemon. Bot. gaz. 1908, Vol. XLVI, pag. 43—49.
Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J., Morphology of spermatophytes. Seed plants. New York 1901.
Dies., Morphology of Angiosperms (Morphology of spermatophytes, Part II). New York 1903.
Dies., The embryogeny of Zamia. Bot. gaz. 1903, Vol. XXXV, pag. 184—194.
Dies., Morphology of Gymnosperms. Chicago, Illinois 1910.
Coulter, J. and Land, W. J. G., Gametophytes and embryo of Torreya taxifolia. Bot. gaz. 1905, Vol. XXXIX, pag. 161—178.
Davis, B., The fertilization of Albugo candida. Bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 297—311.
Ducamp, L., Recherches sur l'embryogénie des Araliacees. Ann. sc. nat. Bot. 1902, [8], Tome XV, pag. 311—402.
Duggar, B. M., Studies in the development of the pollengrain in Symplocarpus foetidus and Peltandra undulata. Bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 81—98.
Duval-Jouve, J., Histoire naturelle des Equisetum de France. Paris 1863.
Fullmer, E. L., The development of the microsporangia and microspores of Hemerocallis fulva. Bot. gaz. 1899, Vol. XXVIII, pag. 81—88.
Ferguson, M. C., The development of the egg and fertilization in Pinus Strobus. Ann. of bot. 1901, Vol. XV, pag. 435—479.
Dies., Contribution to the knowladge of the life history of Pinus. Proc. Wash. acad. sc. 1904, Vol. VI, pag. 1—202.
Dies., Contributions to the life history of Pinus, with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proc. Wash. acad. sc. 1904, Vol. VI, pag. 1—202.
Fischer, Alfr., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschr. für Naturw., 1880, Bd. XIV (7. Folge), pag. 90—132.

Fischer, H., Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur 1891. Breslau 1892, pag. 130—131.
Fischer von Waldheim, A., Über die Entwicklung der Farnsporen. Pringsh. Jahrb. 1865/66, Bd. IV, pag. 349 ff.
Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella, und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitg. 1900, Bd. LVIII, pag. 107.
Garber, The life history of Ricciocarpus natans. Bot. gaz. 1904, Vol. XXXVII, pag. 161—177.
Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 545.
Ders., Teil II. Ebenda 1881, Bd. XXXIX, pag. 681 f.
Ders., Die Muscineen. Schenk's Handb. d. Bot. 1882, Bd. II.
Ders., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Ebenda 1889, Bd. III.
Ders., Archegoniaten-Studien. VI. Über Funktionen und Anlegung der Lebermooselateren. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 1—37.
Ders., Organographie der Pflanzen. 1898—1901.
Ders., Archegoniaten-Studien. XIII. Monoselenium tenerum. Griffith. Flora 1910, Bd. CI, pag. 43—97.
Goldfluss, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithélique et des antipodes chez les Composées. Journ. de bot. 1898, Tome XII, pag. 374 und 1899, Tome XIII, 87.
Griffith, W., Über Azolla und Salvinia. Calcutta. Journ. of nat. hist., July 1844. (Flora 1846, S. 481.)
Guignard, L., Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. Ann. sc. nat. Bot. [6] 1882, Tome XIV, pag. 26—45.
Hegelmaier, F., Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeitg. 1889, Bd. XLVII, pag. 822.
Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans verglichen mit den übrigen Rhizocarpeen. Sitzgsber. K. Ak. Wiss., Wien 1882, Bd. LXXXVII, Abt. I, pag. 494.
Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851.
Ders., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. Abhandl. der Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1852.
Ders., Über Bildung des Pollens. Berliner bot. Zeitg. 1848, 6. Jahrg., Sp. 670.
Ders.. Über die Keimung der Equiseten. Flora 1852.
Ders., Zusätze und Berichtigungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III.
Holtzmann, C. L., On the apical growth of the stem and the development of the sporangium of Botrychium virginianum. Bot. gaz. 1892, Vol. XVII, pag. 214.
Hooker, J. D., On Welwitschia, a new genus of Gnetaceae. Transact. Linn. soc. London 1863, Vol. XXIV, pag. 1.
Jaccard, P., Le dévelopment du pollen de l'Ephedra helvetica. Arch. sc. phys. et nat. 1893, Tome XXX, pag. 280—282. Ref. bot. Zentralbl. Beih. 1894, Bd. IV, pag. 230.
Ders., Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica. Bull. soc. Vaudoise sc. nat. 1894, Tome XXX. Ref. bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXI, pag. 111—113.
Jäger, L., Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie von Taxus baccata L. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 241—288.

Jeffrey, E., The development, structure and affinities of the genus Equisetum. Mem. Boston soc. of nat. hist. 1899, Vol. V.

Jeffrey, E. C. and Chrysler, M. A., The microgametophyte of the Podocarpineae. Am. natural. 1907, Vol. XLI, pag. 355—364.

Ikeda, T., Studies in the physiological functions of antipodales and the phenomena of fertilisation in Liliaceae and Tricyrtis hirta. The bull. of the coll. of agricult. Tokyo 1902, Vol. V, pag. 41—71.

Jonkmann, H. F., Über die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Bot. Zeitg. 1878, Bd. XXXVI, pag. 129 ff.

Juranyi, L., Bau und Entwicklung des Pollens bei Ceratozamia longifolia Miq. Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. VIII, pag. 382—400.

Karsten, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetum-Arten. Bot. Zeitg. 1892, Bd. L, pag. 205. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1893, Tome XI, pag. 195—218.

Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gnetum. Cohn: Beitr. z. Biol. d. Pflanze 1893, Bd. VI, pag. 337—382.

Ders., Die Elateren von Polypodium imbricatum. Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 87.

Kienitz-Gerloff, F., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogons. Bot. Ztg. 1874, Bd. XXXII, pag. 161, 1875, Bd. XXXIII, pag. 777.

Ders., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel. Bot. Ztg. 1878, Bd. XXXVI, pag. 33.

Kubart, B., Die weibliche Blüte von Juniperus communis L. Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wien 1905, Bd. CXV, pag. 1—29.

Kühn, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Andraeaceen. Schenk und Luerssen: Mitteil. aus dem ges. Gebiete d. Bot. 1870, Bd. I.

Kny, Botanische Wandtafeln. IX, Ser. I, pag. 22.

Land, W. J. G., Spermatogenesis and oogenesis in Ephedra trifurca. Bot. gaz. 1904, Vol. XXXVIII, pag. 1.

Ders., Fertilization and embryogeny in Ephedra trifurca. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 273—292.

Lang, F. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polyompholyx und Byblis gigantea. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 149—206.

Lang, W. H., Studies in the development and morphology of cycadean sporangia. I. The microsporangia of Stangeria paradoxa. Ann. of bot. 1897, Vol. XI, pag. 421—438.

Ders., Studies in the developement and morphology of cycadean sporangia, II. The ovule of Stangeria paradoxa. Ann. of bot. 1900, Vol. XIV, pag. 281.

Ders., On the sporogonium of Notothylas. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 201.

Lawson, A. A., The gametophytes, fertilization and embryo of Cephalotaxus drupacea. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 1—23.

Ders., The gametophyte, fertilization and embryo of Cryptomeria japonica. Ann. of bot. 1904, Vol. XVIII, pag. 417—444.

Ders., The gametophytes and embryo of the Cupressineae, with special reference to Libocedrus decurrens. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 281—301.

Ders., The gametophytes and embryo of Pseudotsuga Douglasii. Ann. of bot. 1909, Vol. XXIII, pag. 163—180.

Ders., The gametophytes, archegonia fertilization and embryo of Sequoia sempervirens. Ann. of bot. 1904, Vol. LXIX, pag. 1—28.

Lawson, The gametophytes and embryo of Sciadopitys verticillata. Ann. of bot. 1910, Vol. XXIV, pag. 403—421.

Leitgeb, H., Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.

Lewis, Ph. E., The embryogeny and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina. Bot. gaz. 1906, Vol. XLI, p. 189.

Lötscher, P. K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora 1905, Bd. XCIV, pag. 213.

Lotsy, J. P., Contributions to the life history of the genus Gnetum. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1899, Vol. II, pag. 46—114.

Ders., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. Jena 1909.

Luerssen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnsporangien I. 1872.

Lyon, Fl. M., A contribution to the life history of Euphorbia corollata. Bot. gaz. 1898, Vol. XXVIII, pag. 418—426.

Masters, M. T., Comparative morphology, anatomy and life history of the Coniferae. Journ. Linn. soc. London 1891, Vol. XXVII, pag. 226—332.

Merrell, W. D., A contribution to the life history of Silphium. The bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 99—133.

Mettenius, Beiträge zur Botanik I, 1850.

Ders., Beiträge zur Kenntnis der Rhizokarpeen, 1846.

Meunier, A., La Pilulaire. Étude anatomico-génétique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule 1887, Tome IV, pag. 319.

Meyen, Beiträge zur Kenntnis der Azollen. Ac. L. C. n. c. XVIII, 1836, Part. I, pag. 510.

Milde, J. D., De sporarum Equisetorum germinatione. Diss. Breslau 1850.

Ders., Gefäßkryptogamen Schlesiens. Nov. act. Leop. Carol. 1858, Part. XXVI, pag. 2.

Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Equiseten und Rhizocarpeen. Nov. act. Leop. Carol. 1852, Bd. XXIII, pag. 2.

Miyake, K., The development of the gametophytes and embryogeny in Cunninghamia sinensis. Beih. bot. Zentralbl. 1910, Bd. XXVII, pag. 1—25.

Ders., The development of the gametophytes and embryogeny of Cunninghamia (prel. note), Bot. mag. Tokyo 1908, Vol. XXII, pag. 45—50.

Ders., On the development of the sexual organs and fertilization in Pinus excelsa. Ann. of bot. 1903, Vol. XVII, pag. 351—372.

Ders., Contribution to the fertilization and embryogeny of Abies balsamea. Beih. bot. Zentralbl. 1903, Bd. XIV, pag. 134—144.

Mohl, H. V., Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau der Sporen der kryptogamischen Gewächse. Flora 1833, Bd. XVI, Heft 1, pag. 33 und Verm. Schriften 1845, pag. 67 ff.

Mottier, D. M., The development of the embryosac of Arisaema triphyllum. Bot. gaz. 1892, Vol. XVII, pag. 258—266.

Ders., Contributions to the life-history of Notothylas. Ann. of bot. 1894, Vol. VIII, pag. 391.

Murrill, W. A., The development of the archegonium and fertilization in the hemlock spruce (Tsuga cannadensis). Ann. of bot. 1900, Vol. XIV, pag. 583—607.

Norén, C., Zur Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis. Univers. Ärsskr. Upsala 1907, pag. 1—64.

Ders., Zur Kenntnis der Entwicklung von Saxegothaea conspicua Lindl. Svensk. bot. Tidsskr. 1908, Vol. II, pag. 101.

Oliver, F. W., The ovules of the older gymnosperms. Ann. of bot. 1903, Vol. XVII, pag. 451—476.

Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. I. Jena 1904.

Osterwalder, A., Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 254—292.

Ottley, A. M., The development of gametophytes and fertilization of Juniperus communis and Juniperus virginiana. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVIII, pag. 31—46.

Pavolini, A. F., La Stangeria paradoxa, Th. Moore. Nuovo giorn. bot. ital. 1909, Fasc. XVI, pag. 335—51.

Pearson, H. H. W., Some observations on Welwitschia mirabilis Hooker. Phil. transact. r. soc. London B 1906, Vol. CXCVIII, pag. 265—304.

Ders., Further observations on Welwitschia. Ebenda B 1909, Bd. CC, pag. 331—402.

Péchoutre, F., Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. sc. nat. Bot. 1902 [8], Vol. XVI, 1—194.

Porsild, M. P., Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 421.

Prantl, K., Die Sporangienentwicklung einiger Farne. Bot. Ztg. 1877, Bd. LXIII.

Ders., Die Schizaeaceen. Unters. z. Morphol. d. Gefäßkryptogamen. 1881, Bd. II.

Pringsheim, N., Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, pag. 512.

Ders., Notiz über die Schleuderer von Equisetum. Bot. Zeitg. 1853.

Reed, H. J., The developement of the macrosporangium of Yucca filamentosa. Bot. gaz. 1903, Bd. XXXV, 209—214.

Rees, M., Zur Entwicklungsgeschichte der Polypodiaceen-Sporangiums. Jahrb. f. wiss. Bot. 1866/67, Bd. V, pag. 217.

Robertson, A., Spore formation in Torreya californica. New phytologist 1904, Tome III, 133—148.

Ders., Studies in the morphology of Torreya californica, II. The sexualorgans and fertilization. New phytologist 1904, Tome III, pag. 205—216.

Rosanoff, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der Mimoseae. Pringsh. 4, 1865, Bd. LXVI, pag. 441—51.

Russow, E., Histologie und Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht von Marsilia. Diss. Dorpat, 1872.

Ders., Vergleichende Untersuchungen über die Gefäßkryptogamen. Mém. acad. imp. sc. Petersb. 1872.

Sadebeck, R., Die Gefäßkryptogamen. Schenk's Handbuch d. Botanik 1882, Bd. I.

Ders., Pteridophytes, Hymenophyllaceae. Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfam. 1899, I. Abt., Bd. IV, pag. 1—112.

Ders., Hydropteridinae. Ebenda 1900, pag. 381—421.

Ders., Equisetaceae. Ebenda 1900, pag. 520—48.

Ders., Isoetaceae. Ebenda 1902, pag. 756—79.

Sanio, G., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Sporen von Equisetum. Bot. Zeitg. 1856, Bd. XIV.

Saxton, W. T., Preliminary account of the ovule, gametophyte and embryo of Widdringtonia cupressoïdes. Bot. gaz. 1909, Tome XLVIII, pag. 14—78.

Ders., Contributions to the life history of Widdringtonia cupressoides. Bot. gaz. 1910, Tome L, pag. 30—48.

Saxton, Contributions to the life history of Callitris. Ann. of bot. 1910, Tome XXIV.

Ders., The development of the embryo of Encephalartos. Bot. gaz. 1910. Bd. XLIX, pag. 13—18.

Schaffner, J. H., The development of the stamens and carpels of Typha latifolia. Bot. gaz. 1897, Tome XXIV, pag. 93—102.

Schwere, S., Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Kompositen. Flora 1896, Bd. LXXXII, S. 32.

Shattuck, Ch. H., The origin of heterospory in Marsilia. The bot. gaz. 1910, Tome XLIX, pag. 19—40.

Shaw, W. R., Contribution to the life history of Sequoia. Bot. gaz. 1896, Tome XXI, pag. 332—39.

Smith, F. G., Morphology of the ovula and development of the microsporangium of Cycads. Bot. gaz. 1907, Tome XLIII, pag. 187—204.

Ders., Development of the ovulate strobilus and young ovule of Zamia floridana. Bot. gaz. 1910, Tome L, pag. 128—41.

Smith, W. R., A contribution to the life history of the Pontederiaceae. Bot. gaz. 1898, Tome XXV, pag. 324—27.

Sokolowa, Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques gymnospermes. Bull. soc. imp. nat. Moscou 1880 (1881), pag. 446.

Sprecher, Le Ginkgo biloba L. Génève 1907.

Shreve, The development and anatomy of Sarracenia purpurea. The bot. gaz. 1906, Tome XLII, pag. 107.

Solms, H. Graf zu, Ref. über Thomson, The megaspore membrane etc., 1905, Bd. LXIII, S. 227.

Starr, A. M., The microsporophylls of Ginkgo. Bot. gaz. 1910, Tome XLIX, pag. 51—55.

Stevens, F. L., The compound oosphere of Albugo bliti. The bot. gaz. 1899, Tome XXVIII, pag. 149, 225.

Stevens, W. C., Spore formation in Botrydium virginianum. Ann. of bot. 1905, Tome XIX, pag. 465.

Stopes, M. C., Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen. Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 475—82.

Dies., On the double nature of the cycadean integument. Ann. of bot. 1905, Tome XIX, pag. 591—66.

Dies., M. C. and Fuji, K., The nutritive relations of the surrounding tissues to the archegonia in gymnosperms. Beih. bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX, pag. 1—24.

Strasburger, E., Über Azolla. Jena 1873.

Ders., Studien über das Protoplasma. Jena 1876.

Ders., E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.

Ders., Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 1882.

Ders., Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge Heft II, 1889, pag. 29.

Ders., Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Jena 1892.

Ders., Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. für wiss. Bot. 1898, Bd. XXXI, pag. 543.

Strasburger, E., Anlage des Embryosacks und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. Festschr. z. 70. Geburtst. von Ernst Haeckel, Jena 1904.

Ders., Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, pag. 176.

Thomson, R., The megaspore membrane of the gymnospermes. Univ. Toronto studies 1905, Nr. 4, pag. 85—146.

Ders., The megasporophyll of Saxegothaea and Microcachrys. Bot. gaz. 1909, Tome XLVII, pag. 345—54.

Treub, M., Recherches sur les Cycadées. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1881 (1885), Vol. II, pag. 32.

Ders., Recherches sur les Cycadées, III. Embryogénie du Cycas circinalis. Das. 1884, Tome IV, pag. 1.

Ders., Observations sur les Cycadées. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1885, Vol. II, pag. 32—54.

Ders., Observations sur les Loranthacées. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1885, Vol. II, pag. 54—77 und Ann. jard. bot. Buitenzorg 1883, Vol. III, pag. 1—13.

Tschistiakoff, Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Nuovo giorn bot. italiano 1874, Vol. XLVI, pag. 707—92. Bot. Zeitg. 1875, Bd. XXXIII, pag. 2.

Vaizey, On the anatomy and development of the sporogonium of the mosses. Journ. Linn. soc. 1888, Vol. XXIV, pag. 282.

Vesque, J., Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. sc. nat. Bot. 1870, Vol. VI, pag. 237—85.

Waldner, M., Die Entwicklung der Sporogone von Andraea und Sphagnum. Leipzig 1887.

Warming, E., Bot. Zeitg. 1871.

Ders., Recherches et remarques sur les Cycadées. Overs. Vidensk. Selsk. Forh. 1877.

Ders., Contributions à l'histoire naturelle des Cycadées. Overs. Vidensk. Selsk. Forh. 1879.

Ders., Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Bot. Abhandlungen aus dem Gebiete d. Morphol. und Physiol., herausg. von J. Hanstein, Bd. II, 2, pag. 1—90.

Ders., De l'ovule. Ann. sc. nat. Bot. [9]. Vol. V, pag. 177—269.

Weigand, K., The development of the embryosac in some monocotyledonous plants. Bot. gaz. 1900, Tome XXX, pag. 25—47.

Westermaier, Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Nov. Act. acad. Leop. Carol. 1890, Vol. L, pag. 1—30.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, II. Leipzig und Wien 1903—1908.

Wille, N., Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussuszeption. Christiania 1886.

Young, M. S., The morphology of the Podocarpineae. Bot. gaz. 1910, Tome L, pag. 81—100.

Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien.

Von **Otto Schlumberger.**

(Mit 15 Abbildungen im Text.)

Inhaltsübersicht:

1. Einleitung.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen sind schon sehr häufig der Ausgangspunkt eingehender Untersuchungen gewesen.

Wie weit dieselben geführt haben, charakterisiert die Tatsache, daß die neueste Darstellung von Diels[1]) (in Engler-Prantl) im wesentlichen die Einteilung wiedergibt, wie sie bereits von Mettenius[2]) aufgestellt worden ist. Die in den neueren Darstellungen[3]) vorgenommene Trennung in Polypodiaceen und Cyatheaceen als fest umschriebene Familien fand nicht allgemeine Anerkennung.

Auch die Versuche derjenigen Autoren[4]), welche die Cyatheaceen mit den Polypodiaceen vereinigen, konnten sich keinen Eingang verschaffen.

Die heute für die Systematik der leptosporangiaten Farne maßgebenden Faktoren sind die Beschaffenheit des Indusiums und der Verlauf des Annulus am Sporangium.

Es ist natürlich, daß das Herausgreifen dieser beiden Merkmale allein notwendigerweise zu einer künstlichen Einteilung führen muß,

1) Diels in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, 4.

2) Mettenius, Filices horti bot. Lips. Leipzig 1856.

3) Diels, l. c., Christ, Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

4) R. Brown, Prodromus Fl. Nov. Hollandiae. — Kaulfuß, Das Wesen der Farnkräuter. — Brongniart, Hist. des végét. fossil. — Fée, Exposition des genres de la famille des Polypodiacées. Straßburg 1850—1852. — Endlicher, Genera plantarum.

während ein natürliches System auf einer Vergleichung des Gesamtorganismus und der Entwicklungsgeschichte basieren muß[1]).

Goebel[1]) nimmt wiederholt Veranlassung darauf hinzuweisen, daß in der heutigen Systematik ausschließlich die Beschaffenheit des Sporophyten in Betracht gezogen wird, während der Gametophyt gar keine Berücksichtigung findet.

Wohl am meisten macht sich die Mangelhaftigkeit der heutigen Einteilungsprinzipien fühlbar bei der Gattung Woodsia. Diese vereinigt das für die Cyatheaceen charakteristische unterständige Indusium mit dem geraden Annulus der Polypodiaceen. Je nachdem man nun das eine oder das andere Merkmal als das maßgebende betrachtet, muß man Woodsia entweder zu den Cyatheaceen oder zu den Polypodiaceen stellen. In der neuesten systematischen Bearbeitung der leptosporangiaten Farne von Diels (Diels l. c.) wie überhaupt in allen Farnsystemen, wo die Cyatheaceen und Polypodiaceen als gesonderte Familien betrachtet werden, wird Woodsia und die verwandten Arten (Diacalpe, Peranema, Hypoderris) zu den Polypodiaceen gestellt.

Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, an der Hand sämtlicher bis jetzt bekannter Merkmale des Gametophyten und Sporophyten die systematische Stellung der Gattung Woodsia zu klären.

Die zur Aussaat verwandten Sporen von Woodsia ilvensis entstammten teils einem von Herrn Geheimen Rat von Goebel in Norwegen gesammelten und mir gütigst überlassenen Material, teils hatte ich dasselbe im September 1907 bei Ebersdorf in Thüringen gesammelt. Das Sporenmaterial von Diacalpe aspidioides wurde einem Herbarexemplar entnommen, welches 1906 gesammelt war. Die Sporen von Woodsia obtusa, sowie sämtlicher anderer untersuchten Cyatheaceen und Polypodiaceen, stammten von Pflanzen des botanischen Gartens in München.

Die Anlegung der Prothallienkulturen geschah unter Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln auf sterilem Lehm oder Torf.

2. Der Gametophyt.

Bei so stark variablen Gebilden, wie dies die Prothallien der Farne unter verschiedenen Lebensbedingungen sind, ist es einigermaßen

---

1) Goebel, Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora 1896. — Ders., Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VII, pag. 107.

schwierig, einheitliche systematisch verwertbare Merkmale herauszufinden. Den zahlreichen Arbeiten Goebels[1]) in dieser Richtung verdanken wir es, daß hier bestimmte Gesichtspunkte geschaffen worden sind. Heim[2]) hat durch seine Untersuchungen festgestellt, daß es eine Anzahl von Merkmalen gibt, die sich bei veränderten Kulturbedingungen als konstant erweisen. Für die vorliegenden Familien, die Cyatheaceen und Polypodiaceen, kommt hier nur in Betracht das Auftreten bestimmter Haarbildungen und der Bau der Antheridien. In der Keimung und Entwicklung des Prothalliums weisen beide Gruppen nach den Untersuchungen Bauckes[3]) keine wesentlichen Verschiedenheiten auf. Auch ich konnte bei den untersuchten Spezies keine solchen nachweisen. Bis zur Entwicklung der Herzbucht und des Mittelpolsters war die Entwicklung der Prothallien bei allen Arten gleichartig. Ich kann daher gleich auf die Beschreibung der Verschiedenheiten der fertigen Prothallien eingehen.

a) Haarbildungen.

Charakteristisch für die Cyatheaceen ist das Vorhandensein von von borstenförmigen mehrzelligen „Haaren“ auf der Unterseite des Prothalliums zu beiden Seiten des Mittelpolsters und teilweise auch am Rande[4]).

In dieser Hinsicht steht den Cyatheaceen am nächsten Diacalpe aspidioides (Fig. 1 *1—4*). An den erwachsenen Prothallien treten auf der Fläche der Unterseite zahlreiche gestielte Drüsenhaare mit zwei und drei Stielzellen auf, deren mittlere Zelle gelegentlich auch eine Längsteilung aufweist. In manchen Fällen, in denen die Endzellen nicht als Drüsenköpfchen ausgebildet sind, sind diese Bildungen von den mehrzelligen Cyatheaceenhaaren nicht zu unterscheiden. Am Rande der Prothallien treten mehrzellige Haarbildungen nicht auf, auch das Auftreten von einzelligen Drüsenhaaren am Rande ist nicht häufig. An älteren Prothalien trat in einigen untersuchten Fällen, doch dann immer an beiden Prothallienlappen, je ein neuer Vegetationspunkt auf, so daß die Prothalien im Alter ein gekräuseltes Aussehen erhielten.

---

1) Goebel, Annales du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. VII. — Ders., Flora 1896, Bd. LXXXII. — Ders., Organographie, pag. 411 ff.

2) Heim, Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 355 ff.

3) Baucke, Pringsh. Jahrb., Bd. X.

4) Heim, l. c.

Mehrzellige Haarbildungen konnte ich auch bei Woodsia obtusa Torr. nachweisen (Fig. 1, *5*, *6*, *10—12*). Die an dem Rande und auf der Fläche auftretenden Drüsenhaare standen meist auf einer Basalzelle, die gelegentlich noch eine Querteilung aufwies. Drüsenhaare traten bei Woodsia obtusa schon sehr früh auf, gleich nachdem die Bildung einer Zellfläche eingeleitet war. Das Prothallium erhielt dadurch eine charakteristische Form, daß die Randzellen der herzförmigen Prothallien in lange Lappen oder Zellfäden auswuchsen, deren jeder als Endzelle ein Drüsenhaar trug.

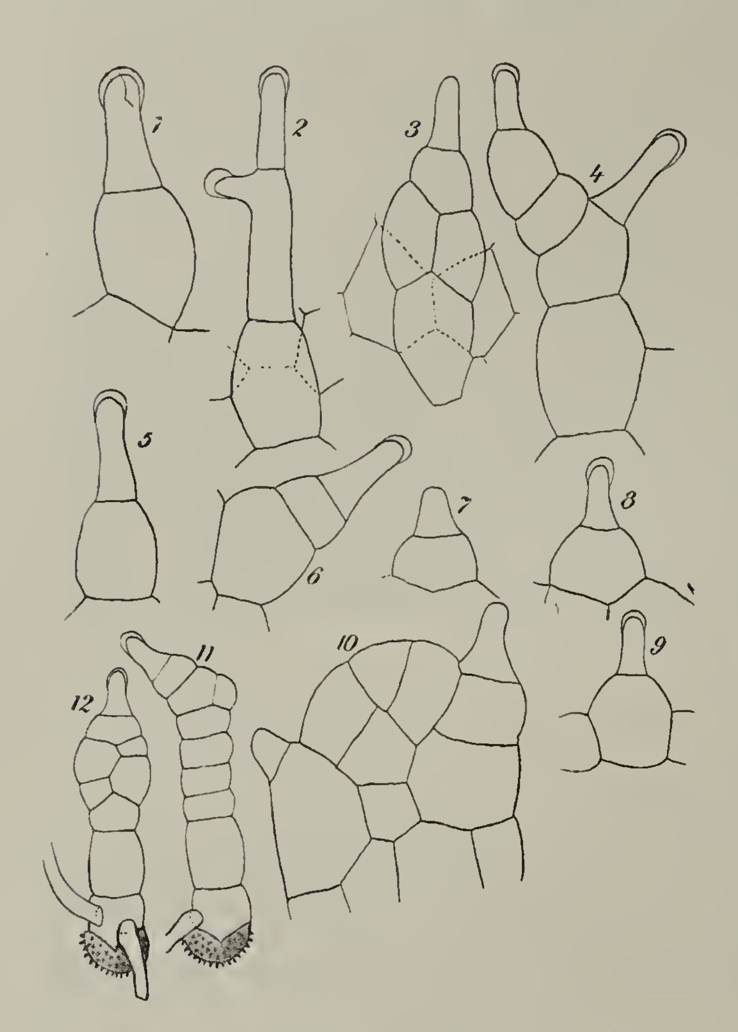


Fig. 1. *1—4* Haarbildungen auf dem Prothallium von Diacalpe aspidioides; *5—6* Haarbildungen auf dem Prothallium von Woodsia obtusa; *7—9* Haarbildungen auf dem Prothallium von Woodsia ilvensis; *10—12* junge Prothallien von Woodsia obtusa mit Drüsenhaaren.

Ganz in der nämlichen Weise wie bei Woodsia obtusa traten auch bei Woodsia ilvensis sogleich nach Bildung einer Zellfläche randständige Haarbildungen auf. Die auf dem ausgewachsenen Prothallien in großer Zahl auf der Fläche und am Rande auftretenden Drüsenhaare waren aber zum Unterschiede von den bei Woodsia obtusa beobachteten meist einzellig. Die Prothallienzelle, welche das Drüsenhaar trägt, wölbt sich polsterförmig empor, in manchen Fällen grenzt sich durch eine Querteilung eine Trägerzelle von der Prothallienfläche ab (Fig. 1, *7—9*).

Die außerdem untersuchten Prothallien von Cystopteris fragilis wiesen zahlreiche, aber nur einzellige rand- und flächenständige Drüsenhaare auf. Auch die Prothallien der Dicksonieen besitzen Drüsenhaare, die auf einer Trägerzelle stehen[1]), es erscheint jedoch fraglich, ob diese als Übergänge zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen zu betrachten sind. Jedenfalls ist es wahrscheinlich, daß, wie aus dem unten zu erwähnenden Beispiel von Scolopendrium hervorgeht, Haar-

1) Goebel, Organographie, pag. 412.

bildungen in verschiedenen Reihen unabhängig von einander aufgetreten sind.

Bei der Besprechung der Haarbildungen möchte ich noch auf eine von Beck[1]) gemachte Angabe eingehen, der bei den Prothallien von Scolopendrium mehrzellige Haare nach Art der bei den Cyatheaceen vorkommenden beschreibt. Heim[2]) hält diese Beobachtung einer Nachprüfung bedürftig. Da mir Prothallien von Scolopendrium in großer Zahl zur Verfügung standen, untersuchte ich ältere Vorkeime und konnte die Angaben Beck's bestätigen. Ob hier wirklich nur Scolopendrium vorlag, konnte leicht festgestellt werden durch Untersuchung der Antheridien, die sämtlich eine ungeteilte Deckzelle hatten; es konnten also keine Cyatheaceenvorkeime sein, desgleichen wurde auch eine große Zahl von Scolopendriumkeimpflanzen aus der betreffenden Kultur erhalten, und es liegt daher kein Grund vor, die Angabe Beck's für unrichtig zu erklären. Die Haare treten allerdings nicht in dieser Regelmäßigkeit wie bei den Cyatheaceen auf.

b) Antheridien.

Nach den Untersuchungen Heim's[3]) ist der Bau der Antheridien wohl das innerhalb bestimmter Verwandtschaftsgruppen konstanteste Merkmal der Geschlechtsgeneration der leptosporangiaten Farne.

Bei den Antheridien der Cyatheaceen ist die Deckelzelle in der Regel in zwei oder mehr Zellen geteilt, während sie bei den Polypodiaceen stets ungeteilt ist[4]).

Bau der Deckelzellen.

Bezüglich der Cyatheaceen-Antheridien kann ich auf die Arbeiten von Kny[5]) und Bauke[6]) verweisen.

---

1) Beck, Günther, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium. Verhandlungen der zool. botan. Gesellschaft in Wien 1879.

2) Heim, l. c.

3) Heim, l. c. pag. 329 ff.

4) Heim, l. c. pag. 360 u. 363. Dortselbst ist auch die wichtigste diesbezügliche Literatur angeführt; ergänzend für die Polypodiaceen möchte ich hier noch anführen: Thuret, Sur les antheridis des fougères. Annal. d. sc. nat., Tome III, Ser. 1, 11, 18, 49. — Beck, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium. Verhandlungen der k. k. zool. botan. Gesellschaft in Wien 1879, Bd. XXIX, Abhandl. p. 1.

5) Kny, Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften 1870.

6) Baucke, l. c.

Den Cyatheaceen am nächsten stehen zweifellos Diacalpe und Peranema. Leider konnte ich nur die Antheridien der ersteren untersuchen, da jedoch Peranema der Gattung Diacalpe sehr nahe steht[1]), ist eine Verschiedenheit im Bau der Antheridien wohl kaum anzunehmen.

Der normale Bau der Antheridien von Diacalpe aspidioides Bl. (Fig. 2, *2—4*) stimmt mit dem für die Cyatheaceen charakteristischen vollkommen überein. Das häufig auf einer Basalzelle aufsitzende Antheridium besteht aus zwei übereinanderliegenden Ringzellen, die den spermatogenen Innenraum umgeben. Der Deckel besteht, wie bei der einmal geteilten Deckelzelle der Cyatheaceenantheridien aus zwei Teilzellen, derart, daß durch eine bogenförmig verlaufende Querwand aus

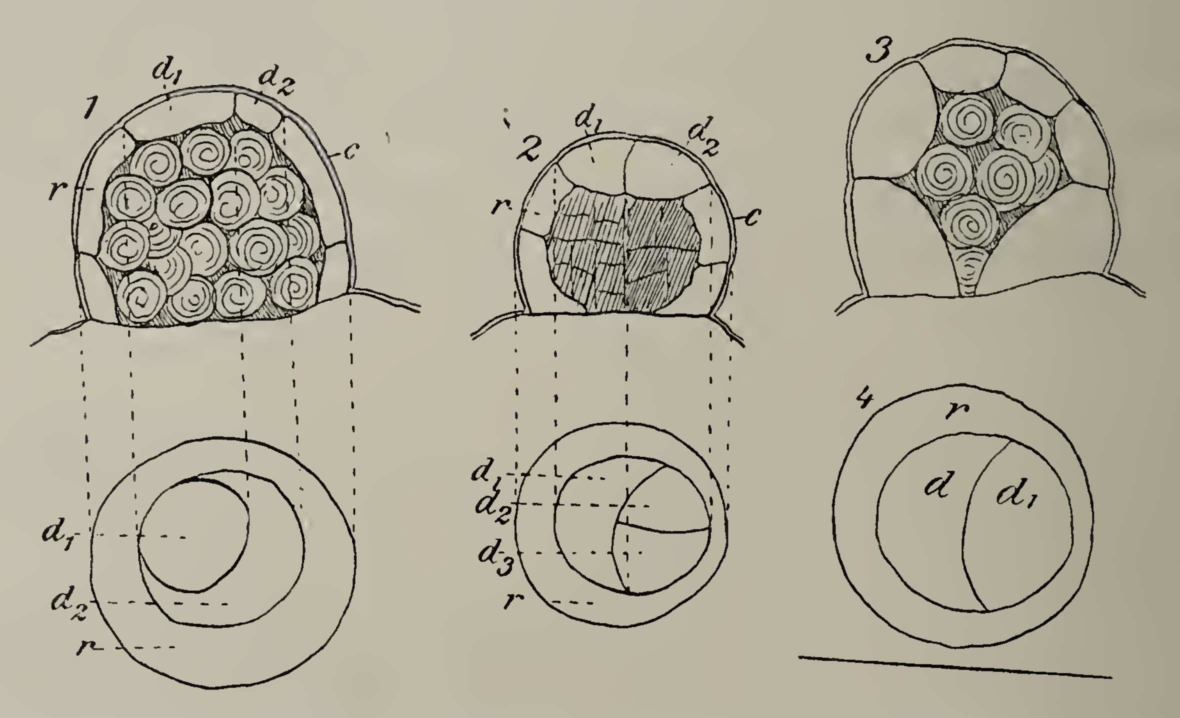


Fig. 2. *1* Woodsia obtusa; *2—4* Diacalpe aspidioides. Antheridien von der Seite und von oben. d_1, d_2, d_3 Teilstücke der Deckelzelle; *r* obere Ringzelle, *c* Cuticula.

der Deckelzelle eine halbmondförmige Zelle ausgeschnitten wird (Fig. 2, *3* u. *4*). Nur in seltenen Fällen fand ich noch eine zweite zur ersteren annähernd senkrecht verlaufende Querwand (Fig. 2, *2*). Mehr als zwei Teilungswände wurden nie beobachtet. Bei jüngeren Antheridien, bei denen jedoch der spermatogene Innenraum bereits in die Spermatozoidmutterzellen geteilt war, fand ich manchmal noch ungeteilte Deckelzellen. Genaue Feststellungen über den Zeitpunkt des Auftretens der Querwand in der Deckelzelle zu machen, war mir nicht möglich[2]). Jedenfalls variiert derselbe innerhalb ziemlich weiter Grenzen.

---

1) Diels, l. c. Bd. I, Heft 4, pag. 160: „Vielleicht mit Diacalpe zu vereinigen".

2) Baucke, Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., Bd. X, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen usw., pag. 72, gibt allerdings an: Noch ehe

Systematisch am nächsten steht Diacalpe von der Gattung Woodsia nach Diels[1]) die Sektion Physematium Kaulf. Als Vertreter derselben konnte untersucht werden Woodsia obtusa Torr. (Fig. 2). Die im übrigen nach dem normalen Typus gebauten Antheridien unterscheiden sich von Diacalpe nur durch den Bau der Deckelzelle. Bei Woodsia obtusa wird nämlich aus der ursprünglichen Deckelzelle eine kreisförmige Zelle herausgeschnitten, die jedoch soweit nach der Seite verschoben ist, daß sie an einer Stelle mit dem Rand der Deckelzelle und der angrenzenden Ringzelle zusammenfällt. Ungeteilte Deckelzellen kommen nur selten vor.

Eine weitere Vereinfachung im Bau der Deckelzelle finden wir bei Woodsia ilvensis R. Br. Hier ist die Deckelzelle gewöhnlich ungeteilt, hierin also vollständig mit dem Polypodiaceen-Typus übereinstimmend. Nur in ganz seltenen Fällen konnte eine Zweiteilung der Deckelzelle wie bei Diacalpe und den Cyatheaceen festgestellt werden, auf denselben Prothallien, auf welchen der größte Teil der Antheridien keine Teilungen in der Deckelzelle aufwies.

Cystopteris fragilis und Cystopteris montana besitzen nur Antheridien mit ungeteilten Deckelzellen.

Die Unterschiede der Gattung Woodsia und ihrer nächsten Verwandten im Antheridienbau von dem gewöhnlichen Polypodiaceen-Typus und die teilweise vollkommene Übereinstimmung mit den Cyatheaceen sind, was die Geschlechtsgeneration betrifft, vielleicht die einzigen konstanten Merkmale, die uns bei der Betrachtung beider Gruppen entgegentreten.

Es ist wohl möglich, daß diese Vereinfachung im Bau der Deckelzelle innerhalb dieser Gruppen eine phylogenetische Reihe darstellt. Die Entscheidung dieser Frage ist natürlich erst möglich, wenn alle zu den Polypodiaceen gestellten Gattungen und besonders die zweifelhaften auf diesen Punkt hin untersucht sind. Bis jetzt sind von den zu den Polypodiaceen gestellten Gattungen die Woodsien die einzigen, bei welchen geteilte Antheridiendeckelzellen nachgewiesen sind.

Ein weiteres, ganz allgemein als feststehend betrachtetes Merkmal bei der Unterscheidung der Antheridien der Cyatheaceen und Polypodiaceen ist die Öffnungsweise der Antheridien. Bei den ersteren wird die Deckelzelle abgeworfen, bei letzteren sternförmig durchbrochen.

---

die Deckelzelle sich geteilt hat, zerfällt bei den Cyatheaceen die innere Zelle des Antheridiums durch eine auf der Ebene des Prothalliums senkrechte und zur Achse beliebig gerichtete Wand in zwei Tochterzellen usw.

1) Diels in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, Bd. I, Heft 4, pag. 161.

Eine genaue Untersuchung und Prüfung dieser Verschiedenheiten schien zur Beantwortung der vorliegenden Frage von besonderer Wichtigkeit.

Öffnungsmechanismus.

Die kausalen Beziehungen, die zwischen dem Öffnungsmechanismus und der Öffnungsweise bestehen, machen es notwendig, zunächst auf jenen näher einzugehen, zumal da die Ansichten hierüber, trotz der mannigfachsten Arbeiten über Antheridien, immer noch sehr voneinander abweichen [1]).

Die Angaben Suminskis [2]) und Wigands [3]), wonach das Öffnen beim Eintritt eines bestimmten Reifestadiums „freiwillig" stattfindet, sind keine Erklärung des Vorgangs.

Sonst stehen sich im allgemeinen zwei Ansichten gegenüber:

Nach der einen ist der Druck, der durch Quellen der Spermatozoiden und der zwischen ihnen befindlichen schleimigen granulösen Substanz auf die Wandung des Antheridiums ausgeübt wird, das die Öffnung desselben bewirkende Agens.



Fig. 3. Woodsia ilvensis. Antheridien verschiedener Entwicklungsstadien. Erklärung im Text.

Nach der anderen wird das Öffnen des Antheridiums durch den Druck der aufquellenden Ringzellen auf den Inhalt bewirkt, es ist also hier das Vorhandensein quellbarer Substanzen in den Ringzellen notwendig.

Ob die eine oder andere dieser Erklärungen oder eine Verbindung beider dem wirklichen Sachverhalt entsprechen, soll im folgenden genau ausgeführt werden.

Sind im Antheridium die Ringzellen und die Deckelzelle gebildet und die Teilungen in der Spermatozoidenmutterzelle abgeschlossen, so nehmen die Wandzellen des Antheridiums (inkl. Deckelzelle) etwa zwei Drittel

1) Siehe Goebel, Organographie 1898, pag. 389.

2) Lesczic-Suminski, Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter, 1848.

3) Wiegand, Bot. Zeitung 1849, pag. 22.

des Gesamtvolumens des Antheridiums ein, während das eine Drittel auf den spermatogenen Innenraum entfällt (Fig. 3, *1*). Die inneren Wände der Ringzellen verlaufen meist in der Weise, daß aus dem Antheridium der Innenraum als ein Doppelkegel herausgeschnitten wird (Fig. 3, *1*), der durch die Deckelzelle und die Basalzelle auf beiden Seiten abgestumpft ist, oder sie wölben sich sogar konvex nach innen vor (Fig. 3, *2*). In dem Maße, wie sich die Spermatozoidmutterzellen von einander durch Verschleimen der Mittellamellen loslösen und sich abrunden, wird von diesen ein Druck auf die Ringzellen und die Deckelzelle ausgeübt, der Innenraum nimmt an Volumen bedeutend zu und allmählich die Form einer Kugel an. Dadurch werden die Wandzellen oft bis zum Schwinden des Lumens zusammengedrückt, sie werden „passiv gespannt" (Fig. 3, *3*).

Durch Auflösen (Verschleimen) der Mittellamelle zwischen Deckelzelle und oberer Ringzelle wird erstere, oder bei geteilter Deckelzelle zumeist das kleinere Teilstück derselben, aus dem Zellenverband losgelöst und hängt nur noch oben mit der das Antheridium überziehenden ziemlich starken Cuticula zusammen (Fig. 4). Gefördert wird diese Loslösung durch das Quellen des Schleimes, in den die Spermatozoiden eingebettet sind und den dadurch auf die Deckelzelle ausgeübten Druck. Damit hat das Antheridium sein „Reifestadium" erreicht.

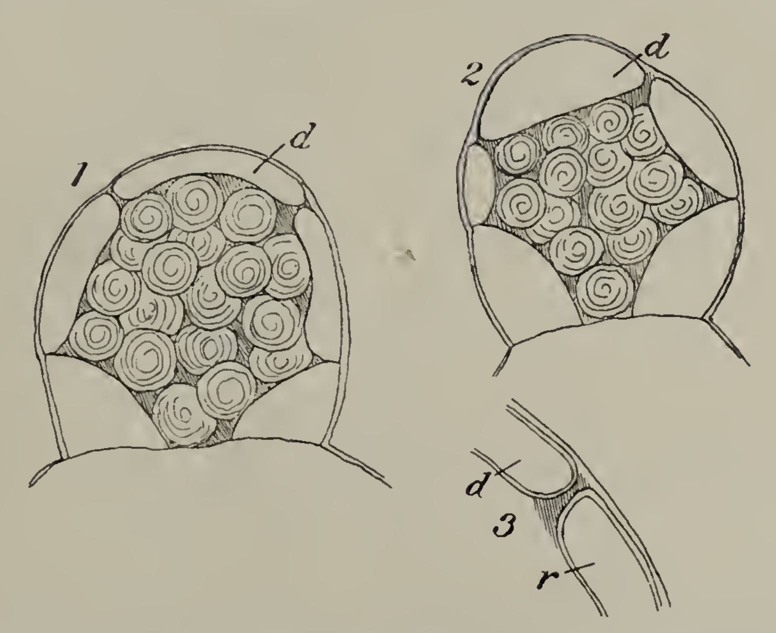


Fig. 4. Woodsia ilvensis. Reife Antheridien. Die Deckelzelle *d* hat sich von der oberen Ringzelle (*r*) losgelöst. *3* Die Trennungsstelle stärker vergrößert.

Daß den äußeren Anstoß zum Öffnen des Antheridiums das Vorhandensein von Wasser gibt und die Öffnung nicht ohne weiteres vor sich geht, darin stimmen die meisten Untersucher überein. Kny[1]), Baucke[2]) und Beck[3]) nehmen an, daß die Wandzellen an der Öffnung aktiv beteiligt sind. Merklin[4]), Thuret[5]) und Straßburger[6]) dagegen geben an, daß das Öffnen

1) Kny, Sitzungsbericht der Berliner Akademie der Wissenschaft 1870, pag. 427.

2) Baucke, Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., Bd. X, pag. 75.

3) Beck, Verhandlungen der zool. botan. Gesellschaft in Wien 1880, pag. 9.

4) Beobachtungen über das Prothallium der Farnkräuter. Petersburg 1850.

5) Annales d. sc. nat. 1849, 3. Ser., No. 11, pag. 7.

6) Jahrbücher für wissenschaftl. Bot., Bd. VII, pag. 395.

durch Quellen des Schleimes, in den die Spermatozoiden eingebettet sind, bewirkt wird und die Wandzellen nicht aktiv daran beteiligt sind. Weitere Details über den Öffnungsvorgang finden sich nirgends. Allerdings ist die Beobachtung dieses Vorgangs dadurch erschwert, daß durch den beim Öffnen austretenden Schleim die genaue Verfolgung behindert wird. Außerdem vergehen oft Stunden bis ein anscheinend völlig reifes Antheridium, in Wasser gebracht, sich öffnet.

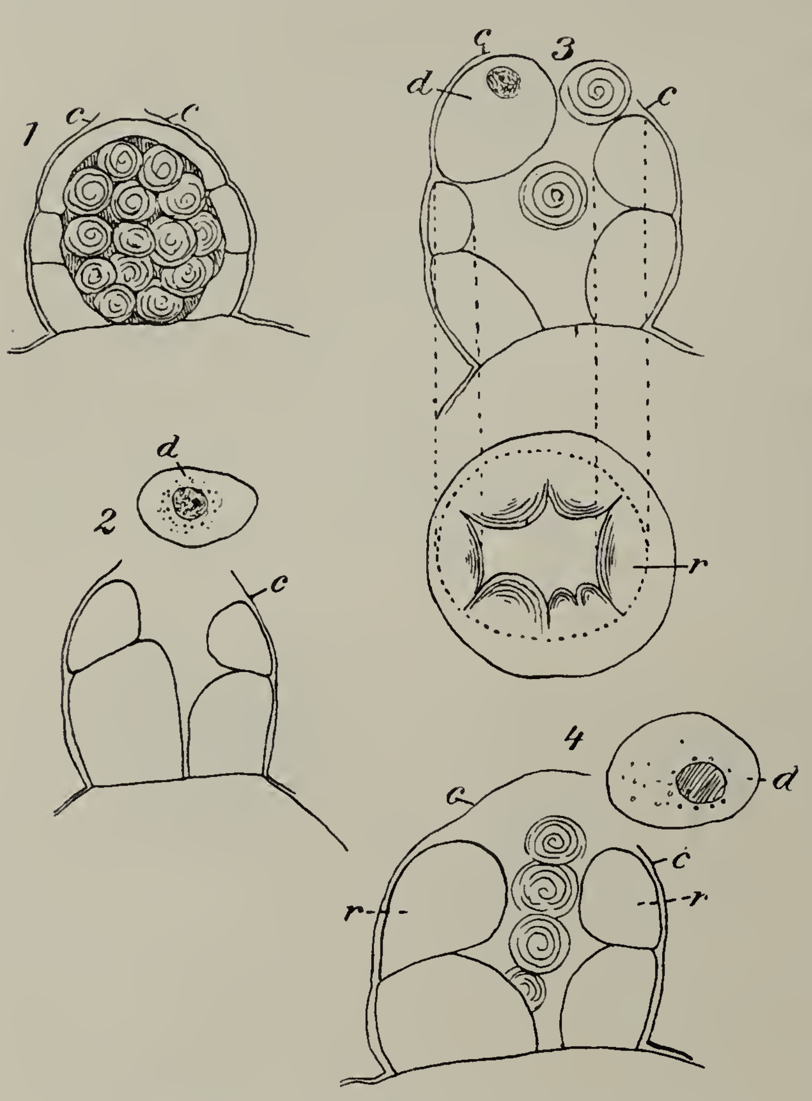


Fig. 5. Woodsia ilvensis. *1* Reifes Antheridium, die Cuticula ist geplatzt. *2—4* Entleerte Antheridien. *c* Cuticula; *d* Deckelzelle; *r* obere Ringzelle.

Wenn wir von der Ansicht, daß die Öffnung durch das Quellen des Schleimes, in den die Spermatozoiden eingebettet sind, bewirkt wird, absehen, so ist für die Entscheidung der Frage: Welches sind die Faktoren, die bei der Öffnung beteiligt sind? zunächst folgendes von Wichtigkeit.

Die beiden Ringzellen¹) und die Schwesterzelle der oberen Ringzelle, die Deckelzelle resp. deren Teilstücke, weisen, was ihren Inhalt betrifft, keine Verschiedenheit auf. Im fertigen Zustand enthalten sie meist gar kein oder nur sehr wenig Chlorophyll, außer dem deutlich sichtbaren Zellkern ist nur wenig körniges Protoplasma enthalten. Durch Färbungen mit schleimfärbenden Reagentien, besonders mit dem empfindlichen Rutheniumrot, wurde festgestellt, daß in Ring- und Deckelzellen ein wasserheller Schleim abgelagert ist.

Der Öffnungsmechanismus ist bei den von mir untersuchten Cyatheaceen und Polypodiaceen-Antheridien im wesentlichen überall der nämliche, und ich glaube, daß er auch, soweit die diesbezüglichen Angaben

1) Bei der Beschreibung der Antheridien nehme ich, wenn nichts anderes angegeben, das zweistöckige Antheridium (mit zwei Ringzellen) als Normalfall an.

hierüber Schlüsse gestatten, bei den anderen Familien der leptosporangiaten Farne von diesem Typus nicht bedeutend abweicht.

Was die Vorgänge beim Öffnen betrifft, so zeigen dieselben mutatis mutandis eine große Ähnlichkeit mit den von Goebel[1]) für die Moosantheridien ausführlich beschriebenen. Durch Wasseraufnahme findet in den Wandzellen eine Volumenzunahme statt. Durch den Druck der unteren Ringzelle auf die Spermatozoiden werden diese gegen das apikale Ende des Antheridiums gedrängt. Dadurch wird der Druck der oberen Ringzelle und der Deckelzelle nach innen aufgehoben. Andererseits wird durch ihre Wasseraufnahme ein Zusammenpressen verhindert. Jedenfalls gleichen sich hier Druck und Gegendruck aus, da durch Messungen vor der Öffnung Schwankungen im Querdurchmesser dieser beiden Zellen nicht festgestellt werden konnten. Nach einiger Zeit kann die stark gespannte Cuticula dem Druck nicht mehr das Gleichgewicht halten und platzt an der Stelle des stärksten Druckes (Fig. 5). Eine durch ihren von den übrigen Teilen der Cuticula abweichenden Bau prädestinierte Aufrißstelle ist nicht vorhanden. Die Druckrichtung ist abhängig von dem Bau der unteren Ringzelle. Ist dieselbe z. B. schief, d. h. ihre der Außenseite anliegende Wand nicht überall gleich hoch, so wird die Aufrißstelle der Cuticula dadurch mehr oder weniger seitwärts verlegt (Fig. 6). Bei stark turgeszenten Antheridien von feuchten Kulturen vergrößert sich das Loch in der Cuticula sehr rasch, die Deckelzelle oder deren Teilstück löst sich von dieser los, und gelangt durch die Öffnung in das umgebende Wasser, wo sie sich durch Wasseraufnahme bald stark ausdehnt, so daß sie als ein kugeliges oder eiförmiges Gebilde vor der Öffnung liegen bleibt (Fig. 5). Bei kümmerlichen Antheridien trockener Kulturen vergrößert sich der Riß nur langsam. Platzt die Cuticula mehr seitlich, so ist häufig beobachtet worden, daß sich die Deckelzelle gar nicht von der Cuticula ablöst, sondern die

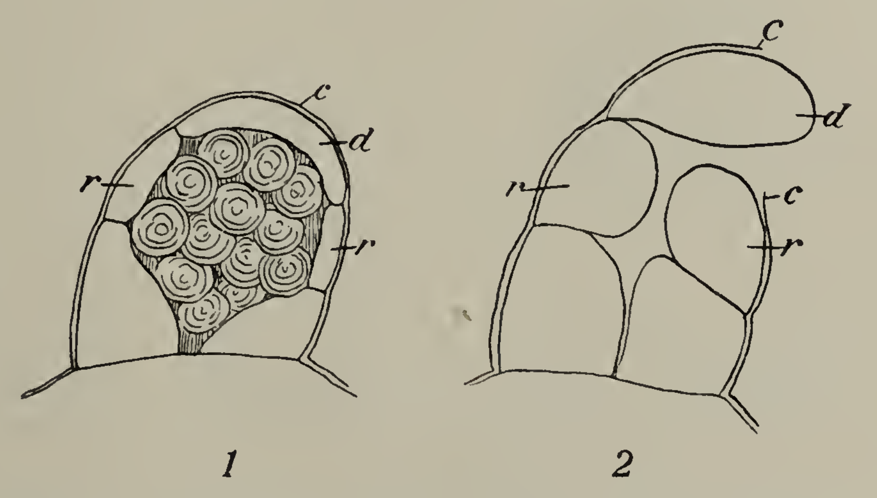


Fig. 6. Woodsia ilvensis. Das gleiche Antheridium geschlossen (*1*) und entleert (*2*). *c* Cuticula; *d* Deckelzelle; *r* obere Ringzelle.

1) Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Supplement aux annales du jardin botanique de Buitenzorg 1898. — Ders., Organographie 1898, pag. 238.

Spermatozoiden durch einen Spalt zwischen oberer Ringzelle und Deckelzelle ins Wasser austreten (Fig. 6). Das Auspressen der Spermatozoiden erfolgt in der bekannten Weise durch starke Quellung der Ringzellen, wobei in denselben Faltungen auftreten, von der Mitte radial nach allen Seiten ausstrahlen (Fig. 5, *3*; Fig. 7), die von den Untersuchern verschieden gedeutet wurden. Von den ältesten[1]) sind sie als Scheidewände gedeutet worden, von den meisten als „sternförmige Aufrißstelle der Deckelzelle“[2]). Baucke spricht allerdings trotzdem auch von Faltungen in den Ringzellen. Die in Engler-Prantl[3]) von Kny übernommene Abbildung eines geöffneten Antheridiums, die Kny richtig gedeutet hat, ist dortselbst falsch, indem die von Kny als Ringzelle mit Faltungen gedeutete Zelle in Engler-Prantl als Deckelzelle bezeichnet ist. Auf die Deutung der einzelnen Autoren einzugehen dürfte wohl zu weit führen, die diesbezügliche Literatur findet sich ausführlich bei Heim[4]). Soviel steht jedoch fest, daß die Ringzellen mit ihren

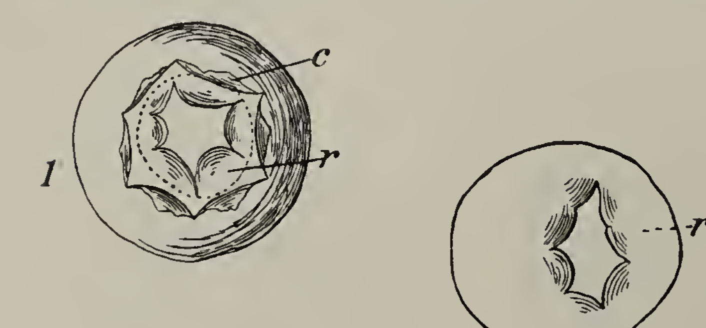


Fig. 7. Woodsia ilvensis. Antheridien entleert von oben. *r* obere Ringzelle; *c* Cuticula. (Punktiert die Ansatzstelle der Deckelzelle.)

Fig. 8. Woodsia ilvensis. Antheridium von der Seite, entleert. *c* Cuticula; *r* obere Ringzelle.

sternförmigen Falten und ihre Deutung als durchbrochene Deckelzelle den Anlaß zu dem Irrtum gegeben haben, daß die Öffnung der Polypodiaceen-Antheridien durch einen sternförmigen Riß in der Deckelzelle erfolgt. Die Faltungen in den Ringzellen kommen dadurch zustande, daß sich diese nicht gleichmäßig nach außen und innen ausdehnen können, da ihnen die Cuticula auf der Außenseite einen Widerstand entgegensetzt.

Betrachtet man das entleerte Antheridium von oben, so ist die Cuticula ohne Färbung in den seltensten Fällen zu sehen (Fig. 7). Bei der Seitenansicht ist sie jedoch sehr deutlich sichtbar (Fig. 8). Daß auch bei den Polypodiaceen-Antheridien die Deckelzelle „in manchen

1) Merklin, l. c., z. B. Taf. II, Nr. 4.
2) Baucke, Pr. Jahrb., Bd. X, Taf. VIII, Nr. 17.
3) Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. I, Heft 4.
4) Heim, Flora 1895.

Fällen" abgehoben wird, gibt schon Thuret[1]) an, dessen Untersuchungen und Zeichnungen für die damalige Zeit sicher mit als die sorgfältigsten und exaktesten angesehen werden können.

Als Material zu vorstehenden Antheridienstudien dienten Cibotium Schiedei, Hemitelia aspera, Cyathea dealbata, Diacalpe aspidioides, Woodsia obtusa, Woodsia ilvensis und hyperborea, Cytopteris fragilis, Athyrium filix femina, Asplenium Ruta muraria, Scolopendrium officinale (Fig. 9), Pteris serrulata und Polypodium aureum.

Bevor ich die Betrachtung der Antheridien beschließe, möchte ich noch eine Frage aufwerfen, deren Beantwortung mir zur Beurteilung der früheren Ansichten über die Öffnungsweise der Antheridien von Wichtigkeit erscheint: Warum wurde bei den einen Gruppen der leptosporangiaten Farne das Abheben der Deckelzelle erkannt, bei den anderen nicht? Offenbar deshalb, weil bei den einen Gruppen die als sternförmig durchbrochene Deckelzelle gedeutete obere Ringzelle nicht so deutlich sichtbar war. Dies ist der Fall bei den Antheridien mit geteilten Deckelzellen, wo das Antheridium nach dem Öffnen oben nicht mit einer geschlossenen Ringzelle abschließt, sondern mit dem Teilstück der Deckelzelle. Bei diesem kommt eine Einfaltung normalerweise nicht zustande, denn die Zelle kann sich, da sie keine geschlossene Ringzelle ist, nach erfolgter Öffnung nach allen Seiten gleichmäßig ausdehnen. Ich entnehme aus Heim[1]) die Zusammenstellung der Öffnungstypen für die verschiedenen Familien:

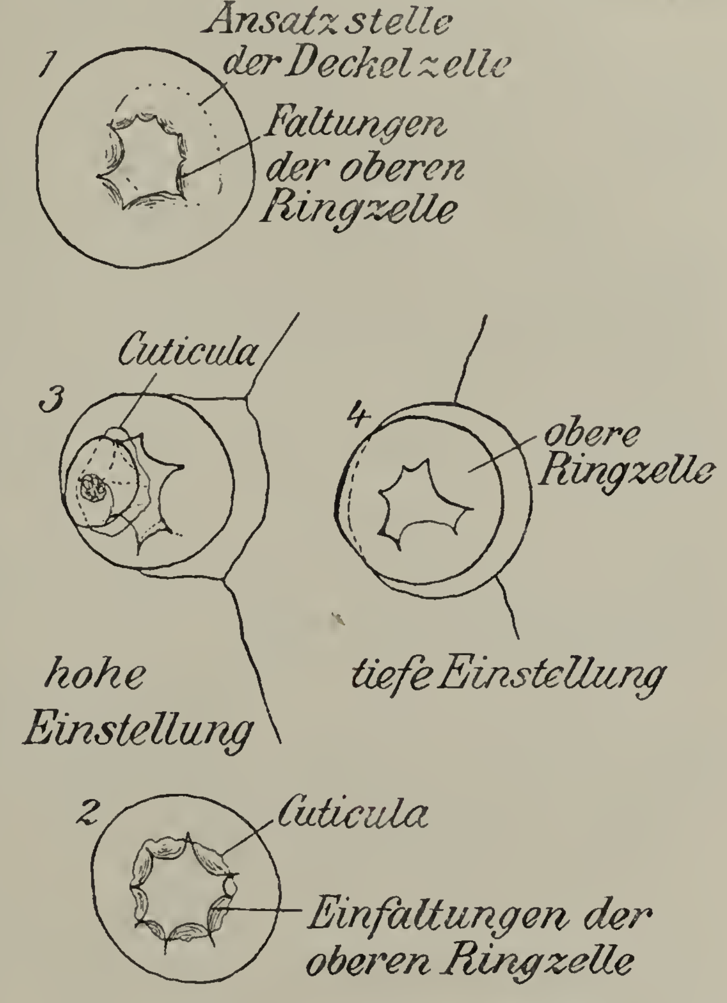


Fig. 9. Scolopendrium officinale. Antheridien entleert.

a) Deckelzellen geteilt, springen ab: Hymenophyllaceen, Cyatheaceen, Osmundaceen, Gleicheniaceen[2]) (Deckelzellen mitunter in zwei Hälften geteilt), Lygodium.

b) Deckelzellen ungeteilt, durchbrochen: Polypodiaceen, Aneimia, Mohria.

---

1) Thuret, Annales des sciences, Tome XI, 3. Ser.

2) l. c.

Die ungeteilten Deckelzellen der beiden Schizaeaceen Aneimia und Mohria werden durchbrochen, während bei Lygodium mit geteilter Deckelzelle die Teilzelle abgeworfen wird.

In abnormen Fällen kommt wohl eine Durchbrechung der Deckelzelle vor. Bei normal geöffneten Antheridien konnte ich die Reste einer durchbrochenen Deckelzelle auch nach Färbung nicht feststellen, immer nur die geplatzte Cuticula.

Der Unterschied zwischen den Cyatheaceen-Antheridien und denen der Polypodiaceen: daß bei den ersteren die Deckelzelle bzw. ein Teilstück derselben abgehoben wird, bei den letzteren durchbrochen, muß demnach fallen, als einziges sicheres unterscheidendes Merkmal kommen die Teilungen der Antheridiendeckelzelle in Betracht, welche bei den Polypodiaceen im allgemeinen, soweit Untersuchungen darüber vorliegen, fehlen. Übergänge kommen bei der Gattung Woodsia vor.

Fassen wir die bei der Geschlechtsgeneration gewonnenen Gesichtspunkte zusammen, so lassen sich wohl die Haarbildungen wie die verschiedenen Formen im Bau der Antheridien unschwer in fortlaufende Reihen anordnen. Es ist zweifellos, daß hier die Woodsieen den Übergang zwischen den Cyatheaceen und den Polypodiaceen vermitteln.

Haare.	Antheridien.
1. Cyatheaceen:	
Typische mehrzellige Haare (teilweise flächenförmig ausgebildet).	Deckelzelle stets geteilt, normal 1, aber auch 2 und 3 Teilungen.
2. Diacalpe aspidioides:	
Starke Neigung zur Bildung mehrzelliger Haare, Drüsenhaare meist auf einem Postament von 2—3 Trägerzellen.	Deckelzelle geteilt; mehr als eine Teilung tritt selten auf.
3. Woodsia obtusa:	
Mehrzellige borstenförmige Haare fehlen, Drüsenhaare stehen auf Trägerzelle, die manchmal 1—2 Querteilungen aufweist. Randzellen starke Neigung zur Fadenbildung.	Deckelzelle geteilt in eine kreisrunde und eine sichelförmige Zelle; mehr Teilungen treten nicht auf.
4. Woodsia ilvensis:	
Einzellige Drüsenhaare, die manchmal auf einer einzelligen Trägerzelle aufsitzen.	Deckelzelle ungeteilt. Auftreten einer einzigen Teilungswand sehr selten.
5. Cystopteris und andere Polypodiaceen.	
Niemals mehrzellige Drüsenhaare.	Deckelzelle stets ungeteilt.

1) Aus den Rauwenhoff'schen Zeichnungen in Arch. Neerland d. sc. 1891, Bd. XXIV, lassen sich jedoch nicht alle Details klar ersehen.

Auffallend ist in obenstehender Tabelle der Parallelismus der beiden Reihen; bei den Antheridien und den Haarbildungen geht gleichzeitig eine Reduktion in der Zahl der Teilungen vor sich. Ob die Reihen als natürliche aufzufassen sind, wird sich, soweit hier überhaupt Schlüsse erlaubt sind, bei der Vergleichung mit den entsprechenden Sporengenerationen ergeben [1]).

Die Untersuchung der Prothallien der interessanten Gattung Hypoderris scheiterte leider an der Keimunfähigkeit des mir zur Verfügung stehenden Sporenmaterials.

c) Abnorme Bildungen und biologische Notizen.

Am meisten plastisch, sagt Goebel [2]), sind die Farnprothallien. Man kann sagen, auf jeder Prothallienkultur findet man interessante Formen, die geradezu zur biologischen Erklärung reizen, natürlich mit dem Nebengedanken, dadurch neue Gesichtspunkte und Zusammenhänge in dem — ich darf wohl sagen Wirrwar — der Farnprothallien zu finden.

Als „Alterserscheinungen" möchte ich die Gesamtheit aller Veränderungen zusammenfassen, die bei Unterdrückung der Embryobildung an Prothallien eintreten, nachdem der ursprüngliche Vegetationspunkt, der im vorliegenden Fall in der Herzbucht liegt, sein Wachstum eingestellt hat. Daß das Eintreten dieses Zeitpunktes bei den verschiedenen Farnen sehr stark variiert, geht aus den Versuchen Goebels [3]) mit Osmunda hervor. Bei Woodsia ilvensis tritt er unter anscheinend normalen Bedingungen ziemlich früh ein. Daß Alterserscheinungen bei ein und derselben Spezies unter verschiedenen Außenbedingungen in verschiedener Weise zum Ausdruck kommen, geht aus folgendem Versuch hervor.

Zwei Kulturen von Woodsia ilvensis, deren Sporen allerdings verschiedenen Provenienzen entstammten, hatten bei mittlerer Feuchtigkeit normale herzförmige Prothallien mit Mittelpolster und beiderlei Geschlechtsorganen entwickelt. Nach etwa 10 Monaten traten regellos

1) Goebel, Organographie, pag. 421: „Aber es wird bei unseren jetzigen Kenntnissen auf eine einigermaßen sichere phylogenetische Deutung der Prothallien überhaupt nicht zu rechnen sein, wir werden uns begnügen müssen überhaupt Zusammenhänge aufzufinden, deren genetische Bedeutung unsicher bleibt".

2) Organographie, pag. 403.

3) Goebel, Bot. Zeitung 1877.

zerstreut auf den Prothallienflächen beider Kulturen Adventivprothallien auf.

Die eine wurde nun bei maximaler Feuchtigkeit, die andere bei maximaler Trockenheit weiter kultiviert. Die Beleuchtung war keine intensive, die Kulturen befanden sich im Arbeitssaal des Instituts an einem Nordfenster und waren mit einer gewöhnlichen Glasscheibe bedeckt.

Die Prothallien der Feuchtkultur zeigten nach etwa einem Monat alle das gleiche Aussehen. Sie hatten sich in die Höhe gerichtet und wiesen sämtlich am Rande eine starke Kräuselung auf. Diese war dadurch hervorgerufen, daß an verschiedenen Stellen des Randes neue Meristeme entstanden, an denen zahlreiche autikline Teilungswände gebildet wurden.



Fig. 10. Woodsia ilvensis. Losgetrenntes Prothalliumstück (*p*) in schwacher Beleuchtung, zu fadenförmigen Zellen mit einzelnen endständigen Antheridien (*A*) entwickelt.

Ein ganz anderes Bild bot die Trockenkultur. Hier hatte sich fast jedes Prothallium zu einem kleinen Räschen umgebildet. Massenhaft waren auf der Prothalliumfläche Adventivprothallien gebildet worden, die mit wenigen Ausnahmen Zellfäden darstellten, an denen teilweise Antheridien auftraten. Es war also hier die Fadenbildung bei normaler Beleuchtung durch geringe Feuchtigkeit und dadurch bedingtem Mangel an der nötigen Nährstoffzufuhr erreicht.

Von beiden Kulturen wurden im ersten Fall einzelne Lappenstücke, im letzteren solche mit fädigen Adventivprothallien separiert und auf feuchtem Torf unter Glasglocken, die mit gewöhnlichem weißen Papier bedeckt waren (also bei abgeschwächtem Licht) weiterkultiviert. Es wuchsen nun auch die der ursprünglichen Feuchtkultur entnommenen Prothallienstücke zu fadenförmigen Adventivprothallien aus. Diese verzweigten sich bald, ebenso wie die der Trockenkultur, sehr reichlich.

Teilweise trugen die Endzellen der Zellfäden Antheridien von normaler Ausbildung (Fig. 10). Ein Versuch, diese Fadenprothallien durch Darbietung günstiger Ernährungs- und Beleuchtungtverhältnisse zur Bildung von normalen Prothallien oder zur Archegonienbildung zu bewegen, hatte leider ein negatives Resultat. Da keine Rhizoiden ausgebildet waren und die Fäden dem Substrat nicht anlagen, konnten sie jedenfalls die ihnen dargebotenen Nährstoffe nicht genügend ausnützen; nach kurzer Zeit starben sie ab.

Wie verschieden Prothallien auf Reize, je nach dem Zeitpunkt des Eintretens derselben, reagieren, soll durch Gegenüberstellung eines zweiten biologisch interessanten Falles dargetan werden.

Eine Kultur von Woodsia ilvensis hatte unter normalen Kulturbedingungen nach etwa 5 Monaten herzförmige Prothallien mit Mittelpolster und beiderlei Geschlechtsorganen hervorgebracht. Durch Auflegen einer Mattglasscheibe auf die Kulturschale und Herabsetzung der Feuchtigkeit trat Entwicklungshemmung ein, die zunächst das Einstellen des Randwachstums zur Folge hatte. Durch das Auftreten von Grünalgen und Pilzen starben die Rhizoiden und auch die Basis der Prothallien größtenteils ab. Das Meristem in der Herzbucht wölbte sich bald durch Bildung zahlreicher perikliner Teilungswände höckerartig in der Verlängerung des Mittelpolsters vor und wuchs zu einem im Querschnitt elliptischen bis kreisrunden zylindrischen Fortsatz aus (Fig. 11, *1*).

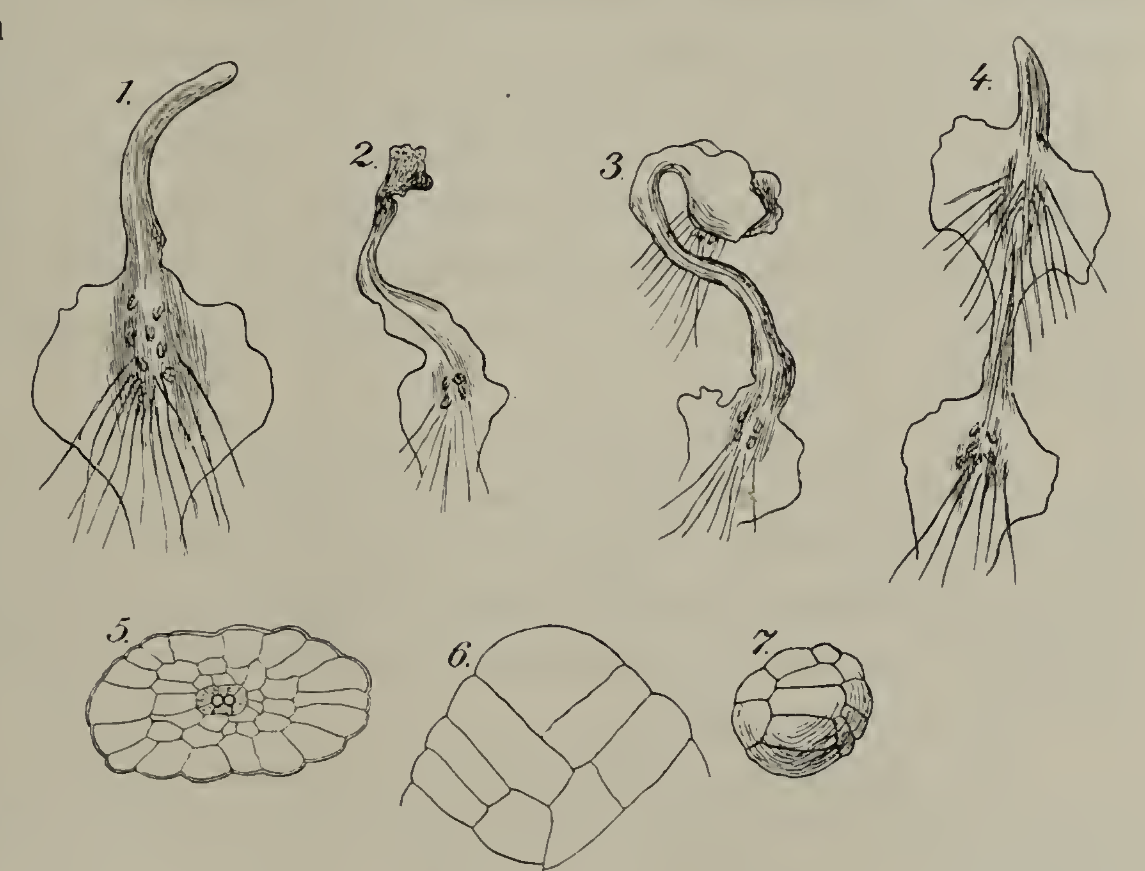


Fig. 11. Woodsia ilvensis. *1* Prothallium mit zylindrischem Fortsatz. *2* Knöllchenbildung am Ende des Fortsatzes. *3* Rückschlag zum flächenförmigen Prothallium. *4* Wiederholte Bildung eines Fortsatzes. *5* Querschnitt durch einen solchen mit zwei Tracheiden in der Mitte. *6* und *7* Scheitel eines Fortsatzes im Längsschnitt und von oben.

Es sind derartige Bildungen schon bei verschiedenen Farnen be-beobachtet und als apogame Sprossungen bezeichnet worden[1]). Die biologische Erklärung solcher Bildungen ist jedoch meist unterlassen worden. Ich möchte deshalb zunächst darauf etwas näher eingehen, bevor ich ihre Bedeutung für die Frage der Apogamie bespreche.

Der zylindrische Fortsatz hatte typisches Scheitelwachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle (Fig. 11, *6* und *7*) und erreichte allmählich eine durchschnittliche Länge von 3—4 mm. In diesen setzten sich die bereits sehr früh im Gewebe des Mittelpolsters entstehenden Tracheiden fort, die im Querschnitt meist in der 2 — 3 - Zahl vorhanden waren (Fig. 11, *5*). Um diese gruppierte sich ein meist einschichtiges kleinzelliges Gewebe aus im Längsschnittt rechteckigen, langgestreckten Zellen, die durch ihren reichlichen protoplasmatischen Inhalt auffielen und denen jedenfalls stoffleitende Funktionen zukommen. In späteren Stadien entwickelte sich die wachsende Spitze der Fortsätze zu stärke- und reservestoffreichen Knöllchen (Fig. 11, *2*). Biologisch handelt es sich hier zweifellos um eine analoge Bildung, wie sie Goebel[2]) bei Anogramme chaerophylla beschrieben hat, um eine künstlich hervorgebrachte „Einrichtung zum Überstehen von Trockenperioden".

Die Tatsache, daß unter normalen Umständen bei Woodsia ilvensis der Sporophyt aus der befruchteten Eizelle hervorgeht, lassen die Frage nicht ungerechtfertigt erscheinen, ob es sich hier überhaupt um eine apogame Bildung handelt. Das Auftreten von Tracheiden, welche „normal" nur der ungeschlechtlichen Generation angehören[3]), macht dies sehr wahrscheinlich.

Das einheitliche Bild, welches die ganze Kultur bot, gab Veranlassung sich diese Form der Apogamie aus den Kulturbedingungen zu erklären[4]).

---

1) Merklin, Beobachtungen an den Prothallien der Farnkräuter 1880, Taf. VII, Fig. 6. — Farlow, Über ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farnprothallien. Bot. Zeitung 1874, pag. 181. — Druery, Ferns aposporous and apogamous. Science Progrees, Tome V, pag, 242 ff. — Lang, W. H., Preliminary Statements the developments of Sporangia upon Fern Prothalli. Proceed. of the royal Soc. of London 1897, Vol. LX.

2) Goebel, Bot. Zeitung 1877.

3) Goebel, Organographie, pag. 431.

4) Leider ist es mir nicht gelungen, trotz Darbietung der nämlichen Verhältnisse, die Erscheinung bei anderen Kulturen einheitlich von neuem hervorzurufen, ich konnte dabei immer nur wieder Einzelfälle solcher Sprossungen konstatieren.

Es gibt allerdings eine ganze Reihe von Farnen, bei denen die Apogamie ein inhärenter Speziescharakter zu sein scheint[1]). Es sind aber auch zahlreiche Fälle bekannt, wo Apogamie neben sexuell erzeugten Embryonen auftritt.

Ich bin wie Goebel[2]) der Überzeugung, daß sich die Apogamie als „Korrelationserscheinung" erklären lassen müsse. Es ist nicht der Zweck der nun folgenden Kulturversuche, eine Entscheidung darüber treffen zu wollen, ob unser Fall als apogame Sprossung zu bezeichnen ist, vielleicht geben dieselben aber Anhaltspunkte, wenn man der biologischen Klärung der Apogamie etwas näher gerückt ist.

Versuch I.

Fragestellung: Ist es möglich, durch bestimmte Kulturbedingungen die apogamen Anlagen zur weiteren Entwicklung in der Richtung der ungeschlechtlichen Generation zu veranlassen?

1. Die Prothallien mit zylindrischem Fortsatz wurden einzeln auf sterilisiertem Torf, der mit Knop'scher Nährlösung getränkt war, pikiert und möglichst intensivem Sonnenlicht bei mäßiger Feuchtigkeit ausgesetzt (mit Glasglocke bedeckt).

2. Die zylindrischen Fortsätze wurden von den Prothallien losgetrennt und in derselben Weise wie 1. kultiviert.

Durch die starke Lichtintensität sollte die Bildung von Sporangien angeregt und die Prothallienentwicklung unterdrückt werden, da, wie Goebel nachwies, ein wesentlicher Faktor für die Sporangienentwicklung starke Beleuchtung ist, während diese nicht das Optimum für das Wachstum der Prothallien ist.

Ein großer Teil der pikierten Pflanzen ging natürlich ein.

Die Prothallien der Kultur 1[3]) starben größtenteils allmählich ab, bei den am Leben gebliebenen bildete sich die Spitze des zylindrischen Fortsatzes zu einem Knöllchen um, irgendwelche Bildung von Geschlechtsorganen oder Rhizoiden fand nicht statt. Auf diesem Stadium verharrten diese Fortsätze monatelang ohne jegliche sichtbare Veränderung. Da

1) Wie weit dieselbe vielleicht auf einer Vererbung erworbener Eigenschaften beruht, ist nicht bekannt.

2) Goebel, Organographie, pag. 401, spricht von Apogamie: Alles Erscheinungen, die, wie mir scheint, auf eine Störung hindeuten, deren Folge dann auch das ungeschlechtliche Auftreten neuer Pflanzen am Prothallium ist.

3) Diese Kultur bildet gewissermaßen ein Gegenstück zu den von Heilbronn kürzlich gemachten Versuchen (Flora, Bd. CI, Heft 1), der durch ähnliche Kulturbedingungen an apogamen Pflanzen normale Embryonen zu erzielen versuchte. Es gelang ihm dies ebensowenig, wie hier die Erzielung eines apogamen Sporophyten.

einer nach dem anderen abstarb und ich das dem intensiven Sonnenlicht zuschrieb, verpflanzte ich den Rest, hielt ihn feucht und bei mäßiger Beleuchtung. Es trat nun bald eine Veränderung ein. Die Knöllchen bildeten sich teilweise zu Prothallien um und entwickelten normale Archegonien oder diese entstanden direkt auf den Knöllchen, desgleichen bildeten sich auf beiden zahlreiche Rhizoiden. Die Reste des ursprünglichen Prothalliums bildeten zahlreiche männliche Adventivsprosse. Bei einigen trat dann normale Embryobildung auf und es entwickelten sich Keimpflanzen.

Die isolierten Fortsätze der Kultur 2 verhielten sich durchweg rein passiv. Es wurden keine Rhizoiden gebildet, ein merkliches Längenwachstum der Fortsätze war nicht zu konstatieren, aber trotzdem erhielt sich eine ganze Reihe davon lange Zeit gesund und grün. Auch hier war teilweise Knöllchenbildung eingetreten, sonst aber keinerlei Veränderung. Die ebenfalls verpflanzten überlebenden Fortsätze wurden wie die von Kultur I behandelt.

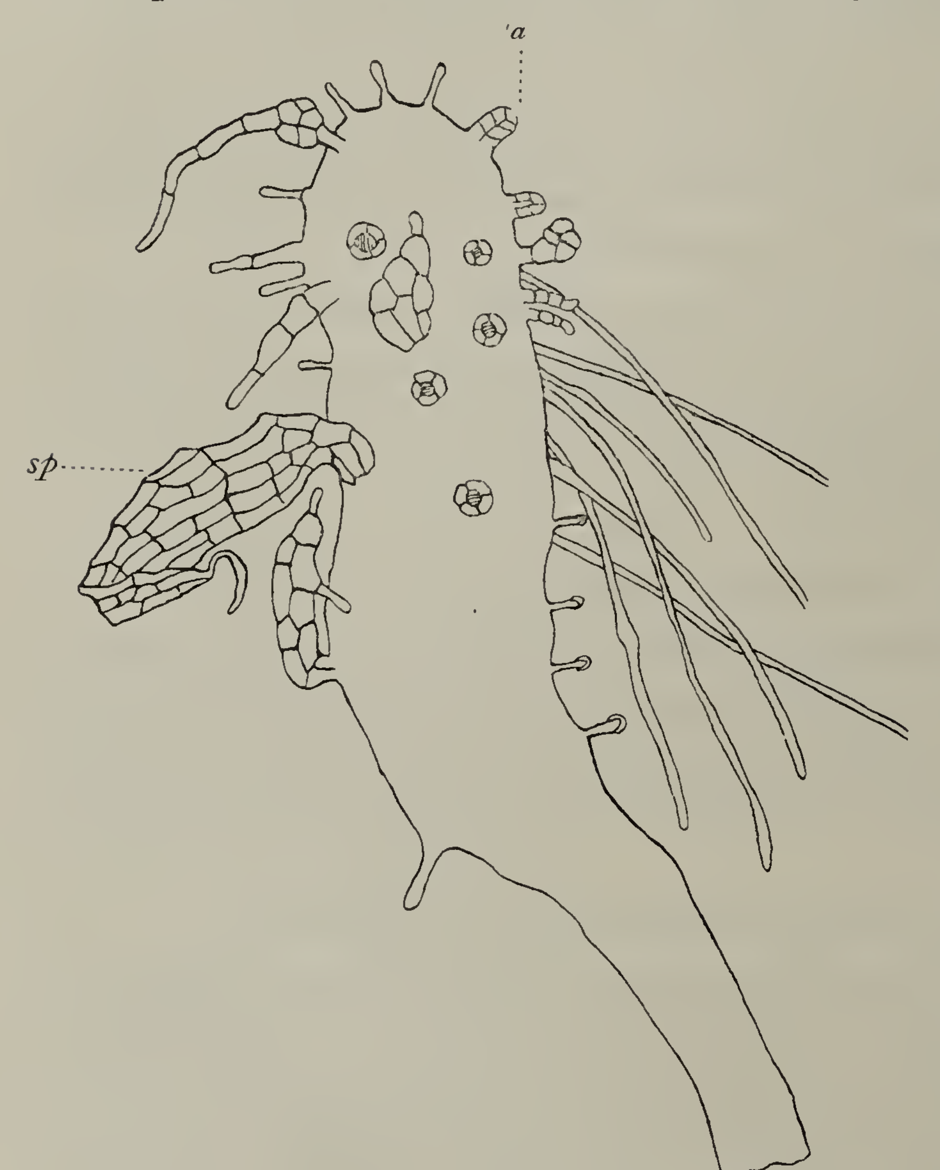


Fig. 12. Zylindrischer Fortsatz von Woodsia ilvensis. Knöllchenbildung, Spreuschuppen (*sp*), Archegonien (*a*).

Nur zwei konnten gerettet werden. In den auf der Spitze gebildeten Knöllchen häuften sich immer mehr Reservestoffe an und es kam zu reichlicher Archegonien- und Rhizoidenbildung. An dem einen kam es zur Bildung von Spreuschuppen, wie sie bei apogamer Sprossung normal auftreten. Während 6 Monaten traten irgendwelche weitere Veränderungen nicht ein (Fig. 12).

Versuch II.

Daß die Neigung zur Bildung solcher zylindrischer Fortsätze auch bei veränderten Kulturbedingungen vorhanden ist und dann

durch Verminderung der Beleuchtungsintensität wieder hervorgerufen werden kann, sollte folgender Versuch zeigen.

Die Prothallien mit zylindrischen Fortsätzen wurden einzeln pikiert; durch für Prothallienbildung möglichst günstige Ernährungsbedingungen entwickelten sich bald gewöhnliche Prothallienlappen mit normaler Herzbucht und zahlreiche Archegonien wurden auf dem Mittelpolster gebildet. Die Pflanzen wurden sodann, soweit sie nicht zur Embryobildung gekommen waren, unter die gleichen Verhältnisse gebracht, unter denen die zylindrischen Fortsätze entstanden waren. Nach kurzer Zeit begann vom Meristem der Herzbucht der neugebildeten Prothallienfläche ausgehend von neuem die Bildung zylindrischer Fortsätze.

Ob die Bildung von Tracheiden und das Auftreten von Spreuschuppen allein die Deutung der Erscheinung als Apogamie rechtfertigt, erscheint mir fraglich, da es in keinem Falle gelungen ist, die Fortsätze zur Blattbildung zu veranlassen.

3. Der Sporophyt.

In der allgemeinen Einleitung wurde schon andeutungsweise auf die Einteilungsprinzipien der leptosporangiaten Farne hingewiesen. Je weiter wir in der genauen Kenntnis der Farne fortschreiten, desto unzureichender werden jene, und desto mehr verdienen sie den Namen künstlicher Einteilungsprinzipien.

Früher begnügte man sich, möglichst scharf umschriebene Gruppen, aufzustellen, wo man jeder Pflanze seinen festen Platz anweisen konnte, heute suchen wir phylogenetische Reihen und Zusammenhänge und hierbei kommen wir mit den beiden Merkmalen, Annulusverlauf und Indusienbildung, nicht mehr aus, wenn sie auch immer mit die wichtigsten bleiben werden. Der einfachste Weg ist freilich der von Christ eingeschlagene, der sich die unbequemen Formen vom Halse schafft, indem er sie als Parallelbildungen diagnostiziert[1]).

Die nahe Verwandtschaft der Woodsieen mit den Cyatheaceen wird in neuerer Zeit ganz allgemein anerkannt.

Prantl[2]), der die Bildung der Sporangien aus dem Vegetationspunkt eines Blattstrahles für das Ursprüngliche erklärte, stellt an den Anfang seiner Reihe der leptosporangiaten Farne die randfrüchtigen

1) Christ, Farnkräuter der Erde, pag. VII: „Wir sehen Diacalpe, die im gesamten Aufbau ein Aspidium ist, im Sorus eine Cyathea nachahmen, wir sehen Loxsoma, eine Davallia, einen Sorus, ähnlich dem von Trichomanes, tragen".

2) Prantl, Das System der Farne, Arbeiten des botanischen Gartens zu Breslau 1892.

Hymenophyllaceen und läßt aus diesen als gleichwertige Reihen die Polypodiaceen und Cyatheaceen entstehen, indem er an den Anfang der ersteren die Dennstädtiinae mit randständigen Soris und die Aspidiinae mit unterständigen Soris anreiht, wozu er auch Woodsia und Verwandte stellt; die Dicksonieen sollen den Übergang zwischen Hymennophyllaceen und Cyatheaceen vermitteln.

Nach der neuesten Einteilung von Bower[1]), der der Gedanke zugrunde liegt, daß die sporentragenden Gewebe entwicklungsgeschichtlich primär, die vegetativen sekundär sind, also die Laubblätter ursprünglich alle fertil waren, sind die Dicksonieen von den Cyatheaceen getrennt und, was zweifellos auch das Richtige ist, die Polypodiaceen als polyphyletische Familie dargestellt. Hier werden Woodsia und die verwandten Arten direkt an die Cyatheen angeschlossen. Sie bilden in der Sorusbildung einen Übergang zwischen den Gradatae und Mixtae. Etwas bestimmter formuliert Lotsy[2]) den im wesentlichen von Bower entnommenen Stammbaum. Er läßt in drei parallelen Reihen aus Loxsomaceen ähnlichen Formen die Cyatheaceen, Dicksonieen und Hymenophyllaceen entstehen. Die Gruppe der Woodsieen, in der von Diels und Christ aufgestellten Begrenzung erleidet dadurch eine Zweiteilung, indem Cystopteris und Verwandte von der Dicksonia-Davallia-, Woodsia und Verwandte von der Cyathea-Onocleareihe hergeleitet werden.

Ich bin hier auf die systematische Frage nur soweit eingegangen, als sie für die folgenden Untersuchungen als Grundlage in Betracht kommt.

a) Sporangien, Sorusentwicklung.

Im Bau der fertigen Sporangien stimmen Diacalpe und Peranema sowohl wie die übrigen untersuchten Woodsieen (Woodsia obtusa, Woodsia ilvensis und glabella, Hypoderris) vollkommen mit den übrigen Polypodiaceen überein. Bei Diacalpe verläuft der Annulus allerdings nicht genau vertikal über den Scheitel des Sporangiums, sondern wird durch das ungleiche Wachstum der ursprünglich gleichgroßen Hälften etwas seitlich verschoben. Es wird diese Erscheinung als Annäherung an das Cyatheaceensporangium gedeutet.

Die unverdickten Stomiumzellen sind jedoch stets streng horizontal angeordnet, die Öffnung erfolgt in der für die Polypodiaceen charakteristischen Weise. Der Annulus ist kein vollständiger, sondern wird durch die Ansatzstelle des Stieles unterbrochen. Derartige Verschiebungen kommen

1) Bower, F. O., Origin of a Landflora 1908, pag. 653.

2) Botanische Stammesgeschichte 1909, Bd. II; pag. 664.

bei verschiedenen Polypodiaceen gelegentlich vor. Auch die Entwicklung der Sporangien und Anlage des Annulus bieten keine Verschiedenheiten [1]).

Wichtigere Unterschiede ergeben sich bei der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sori. Von Diacalpe und Peranema konnte ich mir leider kein Material zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen verschaffen. Hier ist es ja — nach dem Bau des fertigen Sorus zu schließen — unzweifelhaft, daß er ein Receptaculum besitzt, das bei Diacalpe direkt als Gewebepolster der Blattfläche aufsitzt, während es bei Peranema langgestielt ist. Es liegt also der Zusammenhang mit den Gradaten Bowers, speziell den Cyatheaceen klar. Von den übrigen Woodsieen nähert sich den Gradaten Woodsia obtusa. Hier beginnt die Sorusbildung damit, daß sich auf der Blattunterseite zunächst eine Zellgruppe vorwölbt, auf der dann die Sporangien in unbestimmter Reihenfolge sich entwickeln (Fig. 13, *4—6*). Eine Fortsetzung von Tracheiden in das Gewebe des Receptaculums findet nicht statt.

Bei Woodsia ilvensis und glabella entstehen die Sporangien direkt aus der Blattunterseite, nachdem die an der Bildung der Sporangien beteiligten Epidermiszellen sich vorher geteilt haben, in regelloser Folge. Ein Emporwölben der Sorusbasis findet auch nachträglich nicht statt. Ebenso liegen die Verhältnisse bei dem verwandten Hypoderris Brownii und bei dem möglicherweise in demselben Verwandtschaftskreis gehörigen Cystopteris. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Ausbildung eines Receptaculums in Beziehung steht zu der Menge der Sporangien. Besonders bei Woodsia glabella und Hypoderris ist hier ein ursächlicher Zusammenhang nicht ausgeschlossen, da die Zahl der Sporangien eine sehr geringe ist.

b) Indusium.

Ein Moment, auf den meiner Ansicht nach besonders in der neuesten Systematik zu wenig Gewicht gelegt wird, ist die Indusienbildung. Außer von Burck [2]) liegen besonders über die Entwicklungsgeschichte noch wenig genaue Untersuchungen vor. Gerade im vorliegenden Fall ist die Prüfung dieser Verhältnisse von Wichtigkeit, da in der Gruppe der Woodsien sicherlich eine allmähliche Reduktion im Bau des unterständigen Indusiums bis zum fast vollständigen Auflösen desselben in Einzelhaare vor sich gegangen ist. Die Feststellung dieser

1) Vgl. Kündig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Polypodiaceensporangien (Hedwigia 1888).

2) Burck, W., Over de ontwicklingsgeschiedenis an den aard van hed indusium der Varens. Nederland. Kruidk. Arch. II, 1875.

Tatsache gibt uns allerdings keinen Beweis für die Verwandtschaft der Woodsieen mit den Cyatheaceen. Wir haben hier vielmehr eine Entwicklungsreihe im Bau des Indusiums, die bei den Cyatheaceen parallel verläuft, denn auch bei diesen können wir die Reduktion des bei der Gattung Cyathea meist kugelig geschlossenen Indusiums zu einem häutigen schuppenförmigen bei Hemitelia, bis zum vollständigen Schwinden bei Alsophila feststellen. Die nämlichen Ansichten äußert auch Bower[1]); die Bedeutung der Indusien für die Systematik scheint er indes für eine untergeordnete zu halten: „We shall then hold the indusium to be an inconstant body, varying in occurrence and in position, and the term will be used to designate outgrowths protective of the sorus what ever their position and wathever their evolutionary history may have been". Mag man über den Wert des Indusiums als systematisches Merkmal verschiedener Ansicht sein, für die systematische Stellung gerade der Woodsieen scheint mir die genaue Kenntnis der Indusien und ihrer Entwicklung von großer Bedeutung.

Bei Diacalpe und Peranema ist im Bau des Indusiums eine völlige Übereinstimmung vorhanden mit gewissen Cyathea-Arten. Es besteht aus derbwandigen, stark verdickten Zellen, ist anfangs geschlossen und öffnet sich bei Diacalpe durch mehrere unregelmäßige Risse am Scheitel, bei Peranema teilt es sich in zwei Klappen.

Den genannten Arten am nächsten scheint Hypoderris mit schüsselförmigem gewimpertem Indusium zu stehen, das an der Basis lückenlos zusammenhängend ist. Im wesentlichen hiervon verschieden liegen die betreffenden Verhältnisse bei Woodsia obtusa. Rings um den die Bildung des Sorus einleitenden Zellhöcker wölbt sich eine Gruppe von Epidermiszellen vor, die das hier nur der Kürze wegen als Receptaculum zu bezeichnende Gebilde als einschichtiger Ringwall umgibt und zwar in der Weise, daß dieser das Receptaculum nicht allseitig umschließt, sondern gegen den Blattrand zu offen läßt (Fig. 13, *5*). Es geht also, was noch ausdrücklich hervorgehoben werden soll, das Indusium nicht aus dem Receptaculum, sondern aus den umgebenden Epidermiszellen hervor.

Später treten auf der dem Blattrand zugewandten Seite noch einzelne isolierte Indusialhaare auf. In seinem weiteren Wachstum zerfällt der Ringwall in einzelne Lappen, indem je zwei, drei oder mehr nebeneinander liegende Zellen zu kleineren Zellflächen auswachsen (Fig. 13, *6*, *8*). An den Enden der Lappen stehen zahlreiche Drüsenhaare. Auch die

---

1) Bower, Origin of a Land. Flora, pag. 637.

isoliert stehenden Indusialhaare wachsen zu kleineren Zellflächen aus. Das Indusium ist also kein geschlossenes und zerreißt nicht nur in wenige breite Lappen[1]), sondern ist von Anfang an in mehrere Lappen gegliedert.

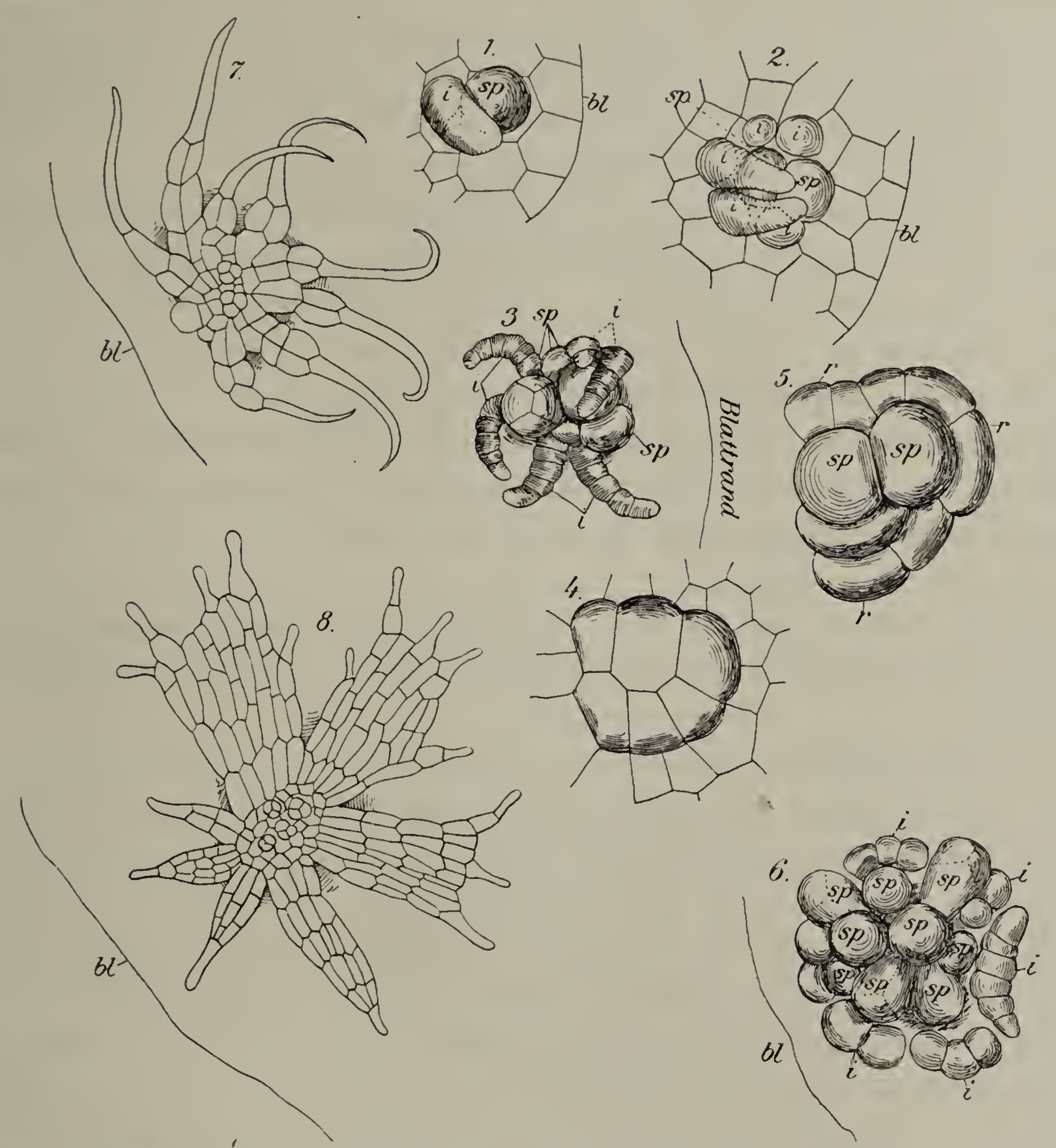


Fig. 13. *1* Woodsia ilvensis, ganz junge Sorusanlage; *sp* Sporangium, *i* Indusialhaare. *2* Woodsia ilvensis, weiteres Stadium; *sp* Sporangium, *i* Indusialhaare. *3* Woodsia ilvensis, weiteres Stadium; *sp* Sporangium, *i* Indusialhaare. *4* Woodsia obtusa, Anlage des Receptaculums. *5* Woodsia obtusa, Anlage des Ringwalls (*r*), *sp* Sporangien. *6* Woodsia obtusa, älteres Stadium; *i* Indusium, *sp* Sporangien. *7* Woodsia ilvensis, fertiges Indusium; *bl* Blattrand. *8* Woodsia obtusa, fertiges Indusium; *bl* Blattrand.

Noch weiter geht diese Auflösung des Indusiums in einzelne Haare bei Woodsia ilvensis. Die Entwicklung des Sorus wird dadurch eingeleitet, daß sich eine oder zwei Epidermiszellen annähernd gleichzeitig emporwölben, aus denen sich später direkt Sporangien ent-

1) Diels, l. c. pag. 161.

wickeln. Diese haben sich meist schon durch eine Querwand von der Mutterzelle abgetrennt, bevor die ersten Indusialhaare auftreten. Diese sind von den Sporangienanlagen zunächst nur durch ihre geringere Größe zu unterscheiden. Sie entstehen meist zuerst auf der dem Blattrand abgewandten Seite direkt neben den Sporangien, später treten weitere auf beiden Seiten auf, so daß schließlich die Sporangien von einem Ring von Indusialhaaren umgeben sind, aber auch hier bleibt der Sorus gegen den Blattrand hin zunächst offen (Fig. 13, *1*, *2*, *3*, *7*).

In manchen Fällen sind an der Bildung eines Indusialhaares zwei nebeneinanderliegende Epidermiszellen beteiligt. Meist treten zunächst nur Querteilungen auf (Fig. 13, *3*). Die Endzellen der entstandenen Zellfäden wachsen zu borstenförmigen Gebilden aus, während die anderen Zellen durch Längswände sich teilen und dadurch die Bildung einer schmalen Zellfläche zustande kommt (Fig. 13, *7*). Durch das Auftreten einer größeren Zahl von Längswänden in den basalen Zellen der einzelnen Haare hat es manchmal den Anschein, als ob die Indusialhaare an der Basis verwachsen wären.

Wir sehen also die bei Woodsia obtusa noch kongenital verwachsenen Ringwallzellen bei Woodsia ilvensis in einzelne Indusialhaare aufgelöst.

Die auffallende Reduktion der dem Blattrande zugewandten Indusienhälften legte den Gedanken nahe, es könnten hier doch Übergänge zu Cystopteris gefunden werden. Die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte bestätigte dies jedoch nicht. Auch bei dem untersuchten Cystopteris fragilis wird die Bildung des Sorus durch Anlage eines Sporangiums eingeleitet[1]). Hinter diesem wölbt sich sodann eine Reihe von meist drei bis fünf nebeneinander und in einer Linie liegenden Zellen empor, die zu einer Zellfläche auswachsen, welche mit der Blattfläche einen spitzen Winkel bildet und so den jungen Sorus bereits frühzeitig dachförmig überzieht. Die kugelige Form des fertigen Indusiums kommt dadurch zustande, daß in der gebildeten Zellfläche zahlreiche Längsteilungen stattfinden. Durch die Bildung zahlreicher Sporangien, besonders gegen das Indusium hin, wird dieses an der Basis zurückgedrängt und macht so den Eindruck eines unterständigen Indusiums.

Ich glaube, daß dies wohl mit ein gewichtiger Grund ist, die Gattung Cystopteris, wie es auch von Bower und Lotsy neuerdings

---

1) Es dürfte also für die untersuchten Formen die Angabe Bower's nicht zutreffen: „that the indusium (in many cases) is formed before the earliest sporangia appear". Origin of a Land Flora, pag. 636.

gemacht worden ist, aus der Familie der Woodsieen auszuschalten und vielleicht von Davallia ähnlichen Formen abzuleiten.

Spreuhaare.

Der von Kuhn gemachte Versuch, nach dem Vorhandensein von Spreuhaaren und Spreuschuppen eine Trennung der leptosporangiaten Farne in Chaetopterides und Lophopterides vorzunehmen, führte zu keinen Resultaten. Auch in unserem Falle dürfte von einer genaueren Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse nichts zu erwarten sein, da bei den Cyatheaceen ebenso wie bei den Woodsieen, sowohl Spreuschuppen als auch Spreuhaare vorkommen.

c) Anatomie.

In neuerer Zeit ist besonders von Bower der Verlauf der Gefäßbündel als wichtiges Merkmal in die phylogenetische Systematik eingeführt worden. Als der ursprüngliche Typus wird die Haplostele betrachtet. Aus dieser geht die Siphonostele hervor, welche sich bei den Cyatheaceen zur Dictyostele entwickelt.

Auch bei Diacalpe aspidioides sind die Gefäßbündel zu einer Dictyostele angeordnet, prinzipielle Verschiedenheiten mit den Cyatheaceen bestehen hier nicht. Außer den Blattlücken tritt wie bei den Cyatheaceen eine ganze Reihe von „Perforationen“[1]) auf. Entsprechend den geringeren Größenverhältnissen bedeutend einfacher gebaut sind die übrigen untersuchten Formen der Woodsieen, alle aber sind dictyostel.

Die Dictyostele von Hypoderris Brownii ist durch die bedeutende Größe ihrer Blattlücken ausgezeichnet (Fig. 14, *5*). Das kriechende Rhizom hat dorsiventralen Bau, die einzelnen Internodien sind von bedeutender Länge. Von jeder Blattlücke treten vier isolierte Gefäßbündelstränge in das Blatt über. Der zwischen den seitlich liegenden Blattlücken befindliche Ober- und Unterstrang weist weitmaschige Perforationen auf.

Die nun folgenden Formen haben einen radiären Stamm.

Bei Woodsia obtusa stehen die Blattlücken dicht gedrängt und sind bedeutend kleiner als bei Hypoderris, Perforationen treten infolgedessen nicht auf (Fig. 14, *2*). In der Mitte jeder Blattlücke tritt rechts und links je ein Bündel in das Blatt über.

Infolge der geringen Größe der Blattlücken viel massiver gebaut ist das Gefäßbündelrohr im ausgewachsenen Stamm von Woodsia ilvensis

---

1) Tansley, A., Lectures on the evolution of the Filicinean Vascular System. New Phytol. 1907—1908.

(Fig. 14, *1*). Die Blattbündel zweigen von den ebenfalls dicht gedrängt stehenden Blattlücken in der Zweizahl wie bei Woodsia obtusa, jedoch an der Basis der Lücken, ab. Auch hier treten Perforationen nicht auf. Bei jungen Keimpflanzen sind die Blattlücken bedeutend größer, die ersten Blätter besitzen meist nur ein Bündel.

Fig. 14. Freipräparierte Gefäßbündelskelette. *1* Woodsia ilvensis. *2* Woodsia obtusa. *3* Woodsia ilvensis, Keimpflanze. *4* Cystopteris fragilis, Keimpflanze. *5* Hypoderris Brownii; *bl* Blattbündel, *w* Wurzeln, *pf* Perforationen. Die rückwärts gelegenen Teile der Abb. *5* sind dunkel schraffiert.

Cystopteris fragilis stimmt mit diesem Bauplan im wesentlichen überein und ist nur dadurch verschieden, daß nur ein an der Basis der Blattlücken stehendes Bündel ins Blatt abzweigt (Fig. 14, *4*). Ontogenetisch gehen alle diese dityostelen Formen aus einer amphiphloischen Siphonostele hervor.

Akzessorische mark- und rindenständige Bündel kommen weder bei Diacalpe noch bei den übrigen untersuchten Arten vor. Die letzteren zeigen den für einen großen Teil der Polypodiaceen charakteristischen Bau. Ob diese Übereinstimmung zu phylogetischen Schlüssen berechtigt, erscheint mir fraglich, oder derzeit wenigstens noch nicht spruchreif. Zunächst ist jedenfalls anzunehmen, daß der komplizierte Bau des Gefäßbündelskelettes bei Formen wie Diacalpe zusammenhängt mit den bei den größeren Dimensionen gesteigerten „Bedürfnissen“ der Ernährung und Wasserzufuhr. Finden wir doch unter den typischen

Cyatheaceen Formen wie Alsophila pruinata und blechnoides[1], welche entsprechend ihrer geringeren Größe (beide sind nicht baumartig und stammlos) ein einfacher gebautes Gefäßbündelskelett entsprechend dem zahlreicher Polypodiaceen haben.

Chrakteristisch für die Cyatheaceen und Diksonieen (soweit untersucht) ist das Auftreten von Schleimschläuchen im Gefäßbündel und Parenchym. Bei Polypodiaceen sind bis jetzt solche nicht nachgewiesen. (Ich konnte sie bei der Osmundacee Todea barbara feststellen.) Ihr Auftreten erwähnt schon Mohl[2]. Von Trécul[3], der sie genauer untersucht hat, werden sie als „Gerbstoffschläuche" bezeichnet. Ich ziehe jedoch den Namen Schleimschläuche vor, weil es mir nicht gelungen ist, den Inhalt durch mikrochemische Reaktionen einwandfrei als Gerbstoff zu diagnostizieren. Über die Natur des Schleimes konnte ich mir keinen Aufschluß verschaffen[4]. Bei den untersuchten Woodsieen konnte das Vorhandensein solcher Schleimschläuche nicht nachgewiesen werden. Da über ihre Entwicklung Untersuchungen nicht vorliegen, und sich die Angaben nur auf die ausgewachsenen Organe beziehen, so zog ich diese in den Kreis meiner Untersuchungen. Als Untersuchungsobjekt wurde Dicksonia antarctica gewählt. Mit Jodgrünfuchsin wurde der Schleim intensiv blaugrün gefärbt.

In geringer Entfernung vom Vegetationsspunkt bemerkt man auf dem Längsschnitt im parenchymatischen Gewebe zahlreiche in Längsreihen angeordnete rechteckige Zellen, die durch ihren intensiv gefärbten Inhalt und durch ihre Größe sich von dem übrigen Gewebe abheben. Der durch die Fixierung der Präparate geronnene Schleim ist hauptsächlich an den Querwänden abgelagert. Zwischen diesen Schleimmassen sieht man die Zellwände als stark lichtbrechende Linien (Fig 15, *1*). Auf älteren Stadien sieht man, daß diese verschwunden sind (Fig. 15, *2*), sie sind stark gequollen und verschleimt. Das Auflösen der Querwände schreitet von der Mitte nach dem Rande hin weiter, bis schließlich der fertige Schleimschlauch von einem zunächst granulösen Inhalt ganz erfüllt ist.

Auf ausgewachsenen alten Blattstielen, z. B. von Cyathea dealbata ist der Schleim eine homogene stark lichtbrechende Masse, der die Schläuche wurstförmig durchzieht, an ihren Wänden sieht man noch die

1) De Bary, Vergleichende Anatomie, pag. 297.

2) Mohl, Vermischte Schriften. Baumfarne, pag. 113.

3) Trécul, Ann. des sc. nat., 5. Ser., Tom. XII, pag. 373, dortselbst auch die Literatur.

4) Verdunkelungsversuche der noch unentwickelten Wedel führten zu keinem Resultat.

Reste der aufgelösten Querwände (Fig. 15, *5*, *4*). Sehr häufig — bei manchen Arten ist es die Regel — stehen die Schleimschläuche in Gruppen von zwei und drei zusammen. Mitunter werden dann auch die aneinanderstoßenden Längswände teilweise aufgelöst (Fig. 15, *3*).

Die innerhalb der Gefäßbündel auftretenden Schleimschläuche scheinen inhaltlich von den im Parenchym befindlichen nicht verschieden zu sein. Neben den noch undifferenzierten Gefäßinitialen

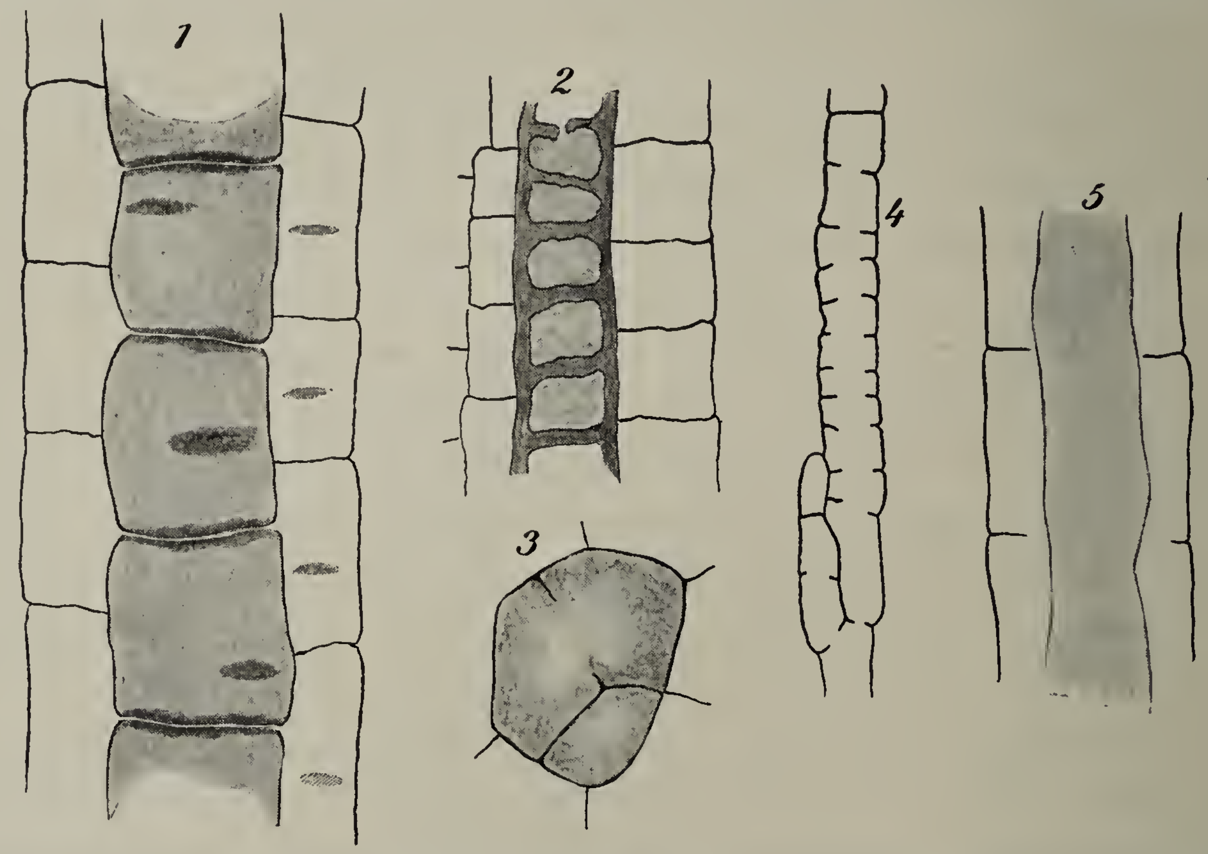


Fig. 15. *1*—*3* Entwicklung der Schleimschläuche von Dicksonia antarctica. *1* Jüngstes Stadium; *s* Schleim, *qu* Querwand. *2* Querwände verschleimt. *3* Querschnitt durch eine Gruppe ausgebildeter Schläuche. *4* und *5* Cyathea dealbata, Schleimschläuche aus alten Blattstielen.

treten zylindrische Zellen etwa von der Länge der Gefäßinitialzellen auf, jedoch etwas breiter als diese. Auch hier ist bereits sehr früh, noch vor der Verholzung der Gefäßwände, granulöser Schleim gebildet. Die Schläuche entstehen in derselben Weise durch Verschleimen und Auflösen der Querwände, wie die extrastelären. Ihre Entwicklung ist im allgemeinen schon vollständig abgeschlossen, bevor sich die Treppengefäße ausgebildet haben. Was die fertigen Schläuche betrifft, so kann ich wohl auf die Ausführungen Treculs a. a. O. verweisen.

4. Zusammenfassung der einzelnen Untersuchungsresultate.

1. Die normale Öffnungsweise der Polypodiaceenantheridien besteht in dem Abheben der Deckelzelle, ein Durchbrechen derselben findet nicht statt.

2. Der bisherige Unterschied zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen — Öffnen des Antheridiums durch Abheben der Deckel-

zelle bzw. deren Teilstück und Durchbrechen der Deckelzelle — muß daher fallen.

3. Ein wesentlicher Unterschied im Antheridienbau zwischen den Cyatheaceen und Polypodiaceen ist nur im Bau der Deckelzelle vorhanden.

4. Die Antheridien von Diacalpe aspidioides und Woodsia obtusa haben eine geteilte Deckelzelle.

5. Die Antheridienwandzellen sind „aktiv" an der Öffnung des Antheridiums beteiligt.

6. Bei den Woodsieen kommen am Prothallium Übergänge von den für die Cyatheaceen charakteristischen „Haaren" zu den gewöhnlichen Drüsenhaaren der Polypodiaceen vor.

7. „Alterserscheinungen" können sich bei Farnprothallien je nach den beim Zeitpunkt ihres Auftretens herrschenden Ernährungsbedingungen verschieden äußern. Bei Feuchtkultur „Kräuselung", bei Trockenkultur „Adventivprothallienbildung".

8. Durch schwache Beleuchtung können fadenförmige Adventivprothallien zur Bildung verzweigter Zellfäden mit Antheridien veranlaßt werden.

9. Durch ungünstige Ernährungsbedingungen (schwache Beleuchtung und Trockenheit) die eintraten, bevor der Vegetationspunkt sein Wachstum eingestellt hatte, wurde in einer Kultur von Woodsia ilvensis das Meristem der Herzbucht zur Bildung eines zylindrischen Fortsatzes veranlaßt, der wegen des Vorhandenseins von Tracheiden als apogame Sprossung aufgefaßt werden muß. Es ist also möglich, durch bestimmte Kulturbedingungen normal sexuelle Keimpflanzen erzeugende Formen zur Bildung apogamer Sprossungen zu veranlassen.

10. Im Bau der Sporangien und im Verlauf des Annulus stimmen die untersuchten Woodsien vollkommen mit dem Polypodiaceentypus überein, mit Ausnahme von Diacalpe, bei welcher sich der zwar unvollständige und an der Stielansatzstelle unterbrochene, aber schief über den Scheitel verlaufende Annulus als Annäherung an Cyatheaceen ähnliche Sporangien auffassen läßt.

11. In der Bildung des Sorus tritt bei den Woodsieen eine Reduktion des Receptaculums ein; das gestielte Receptaculum von Peranema ist bei Diacalpe bereits stark reduziert; bei Woodsia obtusa entstehen die Sporangien auf einem wenig gewölbten Zellpolster, bei Woodsia ilvensis direkt aus der unveränderten Epidermisfläche.

12. Das Indusium geht bei Hypoderris aus einem geschlossenen Ringwall hervor, bei Woodsia obtusa ist der Ringwall nach dem Blattrand zu offen, bei Woodsia ilvensis geht das Indusium aus

einzelnen Indusialhaaren hervor, die sich später auf gemeinsamer Basis emporheben. Auch im fertigen Zustand ist eine starke Reduktion der dem Blattrand zugewandten Indusienseite zu konstatieren.

13. Das Indusium von Cystopteris fragilis ist entwicklungsgeschichtlich nicht als unterständig zu bezeichnen.

14. Entwicklungsgeschichtlich als „unterständig" kann ein Indusium nur dann bezeichnet werden, wenn ein Receptaculum vorhanden ist, an welchem unterhalb der Sporangienanlagen das Indusium entsteht.

15. Die untersuchten Woodsieen sind sämtlich dictyostelisch.

16. Die Schleimschläuche der Cyatheaceen und Dicksonieen gehen aus Zellreihen durch Verschleimen der Querwände hervor.

Schlußfolgerung.

Die Woodsieae-Woodsiinae in ihrer von Diels aufgestellten Begrenzung (Peranema, Diacalpe, Hypoderris, Woodsia) mit Ausschluß von Cystopteris, dürften höchstwahrscheinlich eine monophyletische Reihe bilden. In dieser geht, sowohl in der Geschlechtsgeneration (Vereinfachung im Antheridienbau und in den Haarbildungen) als im Sporophyten (Receptaculum, Indusium) eine stetige Reduktion vor sich. Am nächsten verwandt ist die Gruppe sicherlich mit den Cyatheaceen und zwar mit Cyathea ähnlichen Formen mit geschlossenem unterständigem Indusium. Jedenfalls ist sehr früh eine Spaltung eingetreten in zwei Reihen, an deren einen Basis Cyathea-artige Formen, an der andern Peranema ähnliche standen. Im Bau der Sporangien stimmen die Woodsieen jedoch vollständig mit den Polypodiaceen überein, als ihre nächsten Verwandten in der Familie sind wohl gewisse Polypodium-Arten aufzufassen, der Bau des nicht ganz geschlossenen und nach dem Blattrand hin stark reduzierten Indusiums bei einzelnen Formen machen einen möglichen Übergang zu gewissen Formen der Davallia-Reihe nicht unwahrscheinlich.

Die vorliegender Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1907—1909 im pflanzenphysiologischen Institut der Universität München ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. von Goebel, der mir soviel Anregung gab und meiner Arbeit reges Interesse und weitgehende Unterstützung (durch Überlassung einiger Notizen über Woodsia) zuteil werden ließ, spreche ich hierfür meinen ergebensten Dank aus.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.



FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

NEUE FOLGE. ZWEITER BAND.

(DER GANZEN REIHE 102. BAND.)

VIERTES HEFT.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 18 ABBILDUNGEN IM TEXT.



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1911.

ERSCHIENEN AM 7. APRIL 1911.

Inhaltsverzeichnis.






UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F
FLORA$MARBURG
C001
102 1911
3 0112 009384014